

LA STRATÉGIE ALIMENTAIRE DE LA CHÈVRE DE MONTAGNE (*OREAMNOS
AMERICANUS*): ÉTUDE DE L'UTILISATION DE L'HABITAT ET DU
COMPORTEMENT ANTI-PRÉDATEUR

par

Martine Haviernick

mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M. Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, avril 1996



National Library
of Canada

Acquisitions and
Bibliographic Services Branch

395 Wellington Street
Ottawa, Ontario
K1A 0N4

Bibliothèque nationale
du Canada

Direction des acquisitions et
des services bibliographiques

395, rue Wellington
Ottawa (Ontario)
K1A 0N4

Your file Votre référence

Our file Notre référence

The author has granted an irrevocable non-exclusive licence allowing the National Library of Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of his/her thesis by any means and in any form or format, making this thesis available to interested persons.

L'auteur a accordé une licence irrévocable et non exclusive permettant à la Bibliothèque nationale du Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de sa thèse de quelque manière et sous quelque forme que ce soit pour mettre des exemplaires de cette thèse à la disposition des personnes intéressées.

The author retains ownership of the copyright in his/her thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without his/her permission.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège sa thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

ISBN 0-612-15440-8

Canada

SOMMAIRE

La dynamique des populations d'animaux sauvages peut être influencée par plusieurs facteurs dont les ressources alimentaires disponibles et le risque de prédation existant dans le milieu. Le but principal de ce projet de recherche était de déterminer si la stratégie alimentaire estivale de la chèvre de montagne d'une population du centre-ouest de l'Alberta était basée sur un compromis entre la qualité de la nourriture disponible et le risque de prédation. La première partie de cette étude visait à déterminer si l'utilisation de l'habitat par la chèvre de montagne était fonction de la qualité nutritive de la végétation, plus précisément du contenu en protéines de celle-ci. L'analyse de la localisation des groupes maternels au cours des étés 1993 et 1994 a révélé que les chèvres de montagne ne sélectionnent pas les sites alimentaires en fonction de la teneur en protéines dans la végétation mais qu'elles semblent utiliser tous les sites pendant l'été. La seconde partie de l'étude traitait de l'influence de l'âge, du sexe, du statut reproducteur, de la taille de groupe et du type d'habitat fréquenté sur le comportement de vigilance, ou d'alerte, de la chèvre de montagne. Les observations de temps passé en alerte par les individus lors de l'alimentation démontrent que le type d'habitat est un paramètre important pouvant affecter le comportement des individus, l'habitat fermé étant associé à plus d'alerte que l'habitat ouvert. La fréquence des déplacements entre les différents sites de l'aire d'étude, la formation de grands groupes par les femelles et l'augmentation du temps passé en alerte dans le milieu forestier par celles-ci suggèrent que la prédation exerce fort probablement une pression importante sur les femelles et les juvéniles de cette population de chèvres de montagne et que ceux-ci doivent adapter leur stratégie alimentaire en tenant compte de cette contrainte.

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma grande reconnaissance pour la confiance, l'encouragement, la disponibilité et l'aide constante que j'ai reçus de la part de mon directeur de recherche, Marco Festa-Bianchet, tout au long de ce projet. Je tiens également à remercier l'Alberta Fish and Wildlife Division et, particulièrement, M. Kirby Smith, pour son support financier et sa précieuse collaboration. Je suis aussi très reconnaissante au conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) pour l'octroi d'une bourse m'ayant permis de poursuivre mes études au deuxième cycle. J'adresse mes remerciements à M. Daniel Gagnon, directeur de la recherche scientifique au Biodôme de Montréal, qui m'a permis d'utiliser ses installations pour une partie de mes travaux et m'a ainsi apporté une aide plus qu'appréciable. Aussi, je remercie Michel Delorme, Claire Vasseur et Marie-Hélène Longpré pour leur grande disponibilité et leur aide lors de mes visites au Biodôme. Je remercie également les membres de mon comité de conseillers, William Shipley, Donald Thomas et, bien sûr, Marco Festa-Bianchet pour les conseils apportés à mes recherches. Je remercie Martin Urquhart pour m'avoir initiée au travail passionnant avec les animaux sauvages et pour sa collaboration constante. Je tiens aussi à remercier tous ceux et celle qui m'ont assisté, au laboratoire ou sur le terrain: Bertrand Mercier, Jean-Pierre Marier, Louis-Marie Thériault, Jean-Marc Lalonde, Geneviève Pomerleau, Félix Boulanger et Ken Seidel. Enfin, je ne pourrais passer sous silence l'appui soutenu offert par tous mes collègues aux études graduées et plus particulièrement, les conseils judicieux de Dominique Berteaux, François Fournier et Alexandre Lefebvre. J'adresse aussi un merci bien personnel à ma famille et amis pour l'intérêt porté à mes activités.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE.....	iii
REMERCIEMENTS.....	iv
TABLE DES MATIÈRES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
LISTE DES FIGURES.....	xi

INTRODUCTION	1
--------------------	---

CHAPITRE 1

MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE	5
-----------------------------	---

1.1 Aire d'étude.....	5
1.2 Caractéristiques de la population à l'étude.....	7
1.2.1 Effectifs de la population.....	7
1.2.2 Capture et marquage	8

CHAPITRE 2

UTILISATION DE L'HABITAT PAR LA CHÈVRE DE MONTAGNE: INFLUENCE DE LA QUALITÉ DE LA NOURRITURE ET DU RISQUE DE PRÉDATION.....	10
---	----

2.1 Contraintes alimentaires.....	12
2.1.1 Contraintes de l'habitat.....	12
2.1.1.1 Contenu en protéines	12
2.1.1.2 Composition de la diète.....	15
2.1.1.3 Biomasse disponible	16
2.1.1.4 Risque de prédation.....	17

2.1.2	Bref aperçu des contraintes ou stress physiologiques	18
2.1.3	Objectifs et hypothèses de travail.....	20
2.2	Méthodologie.....	21
2.2.1	Mesure de la biomasse disponible.....	23
2.2.1.1	Échantillonnage.....	23
2.2.1.2	Analyse statistique.....	23
2.2.2	Évaluation de la qualité de la végétation	24
2.2.2.1	Échantillonnage.....	24
2.2.2.2	Estimation de la qualité.....	24
2.2.2.3	Analyses statistiques.....	25
2.2.3	Utilisation de l'habitat.....	26
2.2.3.1	Utilisation des sites.....	26
2.2.3.2	Analyses statistiques.....	27
2.3	Résultats.....	28
2.3.1	Biomasse disponible.....	28
2.3.2	Qualité de la végétation	28
2.3.2.1	Contenu en protéines	28
2.3.2.2	Différences entre les sites	30
2.3.3	Utilisation de l'habitat.....	37
2.4	Discussion.....	40
2.4.1	Qualité de la végétation et biomasse.....	40
2.4.2	Utilisation de l'habitat.....	43

CHAPITRE 3

LE COMPORTEMENT D'ALERTE CHEZ LA CHÈVRE DE MONTAGNE: INFLUENCE DE L'ÂGE, DU SEXE, DU STATUT REPRODUCTEUR, DE LA TAILLE DE GROUPE ET DU TYPE D'HABITAT FRÉQUENTÉ.....	49
---	-----------

3.1	Paramètres à l'étude.....	51
3.1.1	Effet de l'âge.....	51
3.1.2	Effet du sexe.....	52
3.1.3	Effet du statut reproducteur.....	53

3.1.4	Effet de la taille de groupe.....	54
3.1.5	Effet du type d'habitat.....	56
3.1.6	Objectif.....	57
3.2	Méthodologie.....	58
3.2.1	Mesure du comportement d'alerte.....	58
3.2.2	Mesure des variables indépendantes.....	59
3.2.2.1	Âge.....	59
3.2.2.2	Sexe.....	59
3.2.2.3	Statut reproducteur.....	60
3.2.2.4	Taille de groupe.....	60
3.2.2.5	Type d'habitat.....	61
3.2.3	Tailles des échantillons.....	61
3.2.4	Analyses statistiques.....	63
3.2.4.1	Effet de l'âge.....	65
3.2.4.2	Effet du sexe chez les adultes.....	66
3.2.4.3	Effet du statut reproducteur, de la taille de groupe et du type d'habitat sur le comporte- ment des femelles adultes.....	67
3.3	Résultats.....	67
3.3.1	Effet de l'âge.....	68
3.3.2	Effet du sexe.....	68
3.3.3	Effet du statut reproducteur, de la taille de groupe et du type d'habitat sur le comporte- ment des femelles adultes.....	72
3.4	Discussion.....	75
3.4.1	Effet de l'âge.....	75
3.4.2	Effet du sexe.....	76
3.4.3	Effet du statut reproducteur, de la taille de groupe et du type d'habitat sur le comporte- ment des femelles adultes.....	78
3.4.3.1	Effet de l'habitat.....	78
3.4.3.2	La variabilité à l'intérieur des échantillons et l'effet du statut reproducteur.....	80
3.4.3.3	Analyse de puissance du test de régressions.....	81
3.4.3.4	Effet de la taille de groupe.....	84

CONCLUSION.....	87
-----------------	----

BIBLIOGRAPHIE.....	91
--------------------	----

LISTE DES TABLEAUX

2.1. Caractéristiques des sites d'alimentation utilisés par les chèvres de montagne de la population de Caw Ridge, Alberta. Les sites sont disposés selon un gradient est-ouest, de Big Ridge à Westend Summit male.	22
2.2. Résultats intégraux des analyses de variance emboîtées effectuées sur le pourcentage de protéines contenues dans la végétation échantillonnée sur les 5 sites d'alimentation à 6 dates entre juin et septembre 1993 et 1994.	33
2.3. Résultats des tests de contrastes effectués sur le pourcentage de protéines contenues dans la végétation graminéoïde entre l'aire d'hiver et les 4 autres sites de l'aire d'étude de Caw Ridge à 6 dates entre juin et septembre 1993.	34
2.4. Résultats des tests de contrastes effectués sur le pourcentage de protéines contenues dans la végétation graminéoïde entre l'aire d'hiver et les 4 autres sites de l'aire d'étude de Caw Ridge à 6 dates entre juin et septembre 1994.	35
3.1. Nombre d'individus différents échantillonnés dans chacune des classes de sexe et d'âge de la population de chèvres de montagne de Caw Ridge au cours des étés 1993 et 1994 (F= femelles; M= mâles).	62

3.2. Résultats de l'analyse de régressions multiples effectuée pour vérifier l'effet du statut reproducteur, de la taille de groupe, du type d'habitat et de l'année d'échantillonnage sur le temps passé en alerte par les femelles adultes.....	73
---	----

LISTE DES FIGURES

1.1. Étendue de l'aire d'étude de Caw Ridge située au centre-ouest de l'Alberta (54°N, 119°O) et localisation des différents sites d'alimentation utilisés par les chèvres de montagne de cette population (carte topographique: Copton Creek 83 L/3).	6
2.1. Biomasse sèche de végétation vivante disponible sur les 5 sites d'alimentation des chèvres de montagne à Caw Ridge au début de juillet 1994.	29
2.2. Contenu en protéines de la végétation graminéoïde dans les 5 sites d'alimentation utilisés par les chèvres de montagne de Caw Ridge au cours de l'été a) 1993 (ANOVA-emboîtée «site (date)»: $F_{24, 326} = 7,237$, $p < 0,001$, $n = 356$) et b) 1994 (ANOVA-emboîtée «site (date)»: $F_{24, 266} = 6,155$, $p < 0,001$, $n = 296$).	31
2.3. Contenu en protéines des feuilles et bourgeons de saule dans 4 sites d'alimentation utilisés par les chèvres de montagne de Caw Ridge au cours de l'été a) 1993 (ANOVA-emboîtée «site (date)»: $F_{15, 18} = 3,092$, $p = 0,012$, $n = 39$) et b) 1994 (ANOVA-emboîtée «site (date)»: $F_{18, 101} = 3,383$, $p < 0,001$, $n = 125$).	32
2.4. Contenu en protéines de la végétation graminéoïde dans les 5 sites d'alimentation utilisés par les chèvres de montagne de Caw Ridge au cours de l'été a) 1993 et b) 1994.	36

2.5. Utilisation des sites d'alimentation par les chèvres de montagne de Caw Ridge en comparaison avec l'utilisation attendue de ces sites en l'absence de différences protéiniques entre le a) 22 juin et 15 août 1993 ($X^2_4 = 15,43$, $p < 0,05$) et b) 22 mai et 13 juillet 1994 ($X^2_4 = 7,81$, $p > 0,05$).....	38
2.6. Utilisation des sites d'alimentation par les groupes maternels de chèvres de montagne de Caw Ridge au cours des étés 1993 (n= 179 observations) et 1994 (n= 269 observations).....	39
3.1. Relation entre le temps passé en alerte et la fréquence d'alerte (nb de levées de tête) des chèvres de montagne de Caw Ridge par période de 10 minutes au cours des 2 années d'échantillonnage	64
3.2. Temps moyen passé en alerte par période de 10 minutes selon l'âge et le sexe des chèvres de montagne de Caw Ridge en a) 1993 et b) 1994.	69
3.3. Temps moyen passé en alerte par période 10 minutes par les femelles et mâles adultes de chèvres de montagne de Caw Ridge selon le type d'habitat utilisé en a) 1993 et b) 1994.	70
3.4. Variations de la taille de groupe chez les femelles et mâles adultes de chèvres de montagne de Caw Ridge selon le type d'habitat utilisé en a) 1993 et b) 1994.	71

3.5. Temps moyen passé en alerte par période de 10 minutes par les femelles adultes de chèvres de montagne de Caw Ridge selon leur statut reproducteur et le type d'habitat utilisé.	74
3.6. Relation entre le temps passé en alerte par période de 10 minutes et la taille de groupe chez les femelles adultes de chèvres de montagne de Caw Ridge au cours des étés 1993 et 1994.....	75

INTRODUCTION

Un objectif central à l'étude de l'écologie est celui de déterminer les facteurs qui influencent la dynamique des populations sauvages. Dans le cas de populations animales, le recrutement, la croissance des animaux et leur survie peuvent être affectés par les ressources alimentaires disponibles, la rigueur du climat et la pression de prédation présente dans le milieu. Ces facteurs, ayant un effet direct sur la dynamique d'une population, peuvent être limitants dans certaines populations, d'où l'intérêt d'en faire l'étude.

En Amérique du nord, la chèvre de montagne (*Oreamnos americanus*) est un ongulé dont la dynamique de population est encore mal connue. Smith (1988), dans une étude démographique de 11 populations de chèvres de montagne du centre-ouest de l'Alberta, met en cause la pression de prédation, le climat de montagne rigoureux et aussi l'impact de la chasse dans le déclin des populations au milieu des années 1980. Ce déclin serait dû à un faible recrutement et à une survie des chevreaux jusqu'à l'âge d'un an de moins de 50 %. Dans la littérature, les facteurs suivants sont invoqués comme facteurs susceptibles d'influencer le succès reproducteur des femelles d'ongulés: l'âge, l'effort reproducteur antérieur, les caractéristiques génétiques individuelles, le statut social, la densité de population, le climat hivernal et les ressources alimentaires disponibles (Adams et Bailey 1982; Clutton-Brock *et al.* 1982; Festa-Bianchet 1988a; Houston et Stevens 1988; Smith 1988; Bailey 1991; Festa-Bianchet *et al.* 1995). La survie des chevreaux, quant à elle, peut également être affectée par les conditions saisonnières d'alimentation et de température mais aussi par la condition corporelle de la mère (Thorne *et al.* 1976; Albon *et al.* 1983; Kunkel et Mech 1994) et la prédation (Carbyn et Trottier 1987; Kunkel et Mech 1994).

D'après les données recueillies sur la situation démographique des populations de chèvres de montagne en Alberta (Smith 1988) et depuis le déclenchement, en 1989, d'un projet de recherche à long terme sur la dynamique de population des chèvres de montagne de Caw Ridge en Alberta, on soupçonne la prédation de limiter les effectifs de cette population et plus particulièrement, d'affecter la survie des juvéniles. La stratégie alimentaire des individus, c'est-à-dire le choix d'habitat et des ressources et le comportement lors de l'alimentation, peut avoir un impact sur la survie des individus. Ainsi, l'idée d'étudier la stratégie alimentaire de la chèvre de montagne a été proposée. L'objectif général du présent projet de recherche était donc de déterminer si la stratégie alimentaire de la chèvre de montagne de la population de Caw Ridge en Alberta était basée sur un compromis entre les besoins nutritionnels et l'évitement de la prédation.

Une des composantes importantes de la stratégie alimentaire d'un animal est son utilisation de l'habitat parce que celle-ci renseigne sur les ressources alimentaires utilisées par l'animal et sur sa stratégie anti-prédatrice. En effet, les motifs qui poussent un animal à exploiter un habitat peuvent être la consommation d'une nourriture de bonne qualité (Larter et Gates 1991; Albon et Langvatn 1992), l'abondance de la nourriture (Owen-Smith 1979), l'avantage d'un microclimat diminuant les dépenses énergétiques liées à la thermorégulation (Pfitch et Bliss 1985; Morgantini et Hudson 1989) et l'augmentation des chances de survie grâce à une topographie limitant l'accès aux prédateurs (la proximité de terrains de fuite et l'utilisation d'habitats ouverts offrent probablement une meilleure sécurité contre les prédateurs grâce à la difficulté d'accès de ces derniers à des terrains accidentés et au danger, dans un milieu ouvert, qu'ils ne soient détectés par leurs proies avant de n'avoir pu tenter une attaque) (Risenhoover et Bailey 1985a; Berger 1991).

Ainsi, la première partie de ce projet s'attarde à l'utilisation que les chèvres font de l'habitat. Parce qu'on croit que le risque de prédation diffère entre les habitats de l'aire d'étude de Caw Ridge, le but spécifique de cette partie est de déterminer si les chèvres de cette population sélectionnent l'habitat uniquement en fonction de la valeur nutritive de la végétation ou plutôt, si elles font un compromis entre la qualité de la nourriture et le risque de prédation existant dans le milieu. Étant donné la courte durée de la saison de croissance végétale en montagne et le besoin d'accumuler des réserves corporelles pour l'hiver (White *et al.* 1989), les chèvres devraient profiter au maximum de la nourriture riche et sélectionner les habitats offrant la meilleure qualité de végétation, même si cela signifie parfois fréquenter les habitats où le danger de prédation est plus élevé.

Comme mentionné plus haut, la stratégie alimentaire d'un animal implique aussi la considération du risque de prédation dans l'exploitation des ressources alimentaires. La seconde partie du travail traite donc du comportement de vigilance de la chèvre de montagne lors de l'activité d'alimentation. Le comportement de vigilance, ou comportement d'alerte, est reconnu pour ses fonctions anti-prédatrices (Lipetz et Bekoff 1982; Berger 1991; Burger et Gochfeld 1994). En effet, le comportement de vigilance, action qui consiste à interrompre une activité en cours pour scruter momentanément l'environnement, a comme fonction d'augmenter les chances de détecter un prédateur avant que celui-ci ne surprenne sa proie. Le but de cette deuxième section de l'étude était donc d'évaluer l'importance du comportement de vigilance dans la stratégie alimentaire de la chèvre. Pour ce faire, l'influence du type d'habitat ou de la présence d'un rejeton avec la femelle sur le temps passé en alerte lors de l'alimentation a été mesurée. Alors, si les chèvres compensent les dangers de prédation associés à l'utilisation

d'habitats plus risqués par une augmentation du temps passé en alerte dans ces habitats, ceci pourrait diminuer le risque de prédation.

Les chèvres de montagne en Alberta sont protégées par une interdiction de chasse depuis 1988. Malgré ces mesures protectrices pour favoriser la croissance des populations, celles-ci ont montré peu de changements démographiques. Le projet de recherche à long terme initié en 1989 sur la population de chèvres de montagne de Caw Ridge s'intéresse aux facteurs pouvant affecter la dynamique de la population. La présente étude, portant sur l'utilisation de l'habitat par les chèvres de montagne et sur leur comportement anti-prédateur, servira d'une part, à comprendre la stratégie alimentaire de cet herbivore et d'autre part, permettra d'évaluer le rôle de la stratégie alimentaire dans le contrôle de la dynamique d'une population d'ongulés sauvages. De plus, la connaissance de la stratégie alimentaire d'une espèce est essentielle à l'application de bonnes mesures de conservation et à l'efficacité d'éventuels plans d'aménagement d'une espèce.

CHAPITRE 1

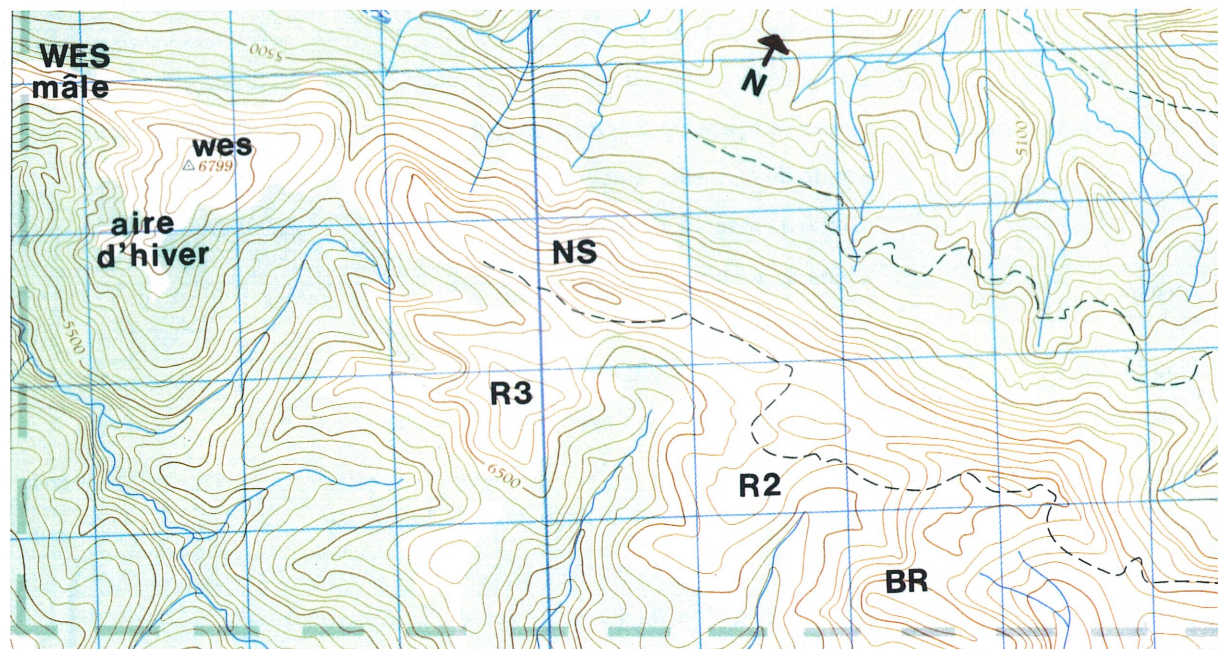
MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE

1.1 Aire d'étude

Cette étude s'est déroulée à Caw Ridge, situé au centre-ouest de l'Alberta (54°N, 119°O), à environ 30 km au nord-ouest de la ville de Grande Cache. L'aire d'étude est un complexe montagneux situé en toundra alpine et séparé de la chaîne principale des montagnes Rocheuses par 30 km de forêt de conifères. Les chèvres utilisent, approximativement, 21 km² de toundra alpine comprise entre 1750 et 2170 m d'altitude. Le complexe comporte 5 sommets principaux, distribués selon un gradient est-ouest le long de l'aire d'étude. Ils sont indiqués comme suit sur la carte topographique (Fig. 1.1): BR pour Big Ridge (extrémité est), R2 pour Ridge 2, R3 pour Ridge 3, NS pour North Slope et WES pour Westend Summit (extrémité ouest). L'emploi de l'anglais pour désigner les sommets provient des appellations originales attribuées aux différents endroits.

L'aire utilisée par les chèvres comprend des pentes alpines situées en terrain ouvert, des forêts ouvertes de conifères et de krummholtz, des terrains de fuite constitués d'escarpements rocheux et de quelques falaises abruptes. Les pentes sont recouvertes de végétation ou de sol rocailleux. La limite des arbres se trouve à environ 1900 m.

Les principales espèces végétales retrouvées en forêt sont l'épinette blanche (*Picea glauca*), le sapin (*Abies lasiocarpa*), le pin (*Pinus contorta*), l'épinette d'Engelmann (*Picea engelmanni*) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*). La toundra alpine est



2 cm = 1 km

Figure 1.1. Étendue de l'aire d'étude de Caw Ridge située au centre-ouest de l'Alberta (54°N , 119°O) et localisation des différents sites d'alimentation utilisés par les chèvres de montagne de cette population (carte topographique: Copton Creek 83 L/3).

caractérisée par des communautés végétales variées incluant des espèces arbustives et herbacées: *Dryas-Salix*, *Festuca-Artemisia*, *Salix-Betula*, *Agropyron-Fragaria*, *Agropyron-Hedysarum*. La famille des Graminées est bien représentée sur l'aire d'étude (*Festuca spp.*, *Agropyron spp.*, *Poa spp.*, *Phleum sp.*) ainsi que celle des Cypéracées (*Carex spp.*, *Kobresia sp.*). D'autres espèces caractéristiques de l'endroit sont l'épilobe à feuilles étroites (*Epilobium angustifolium*), le myosotis alpin (*Myosotis alpestris*), l'airelle (*Vaccinium spp.*), l'oxytropis (*Oxytropis spp.*), l'achillée (*Achillea sp.*), la potentille (*Potentilla spp.*), l'astragale (*Astragalus spp.*), la silène acaule (*Silene acaulis*) et la vesce (*Vicia sp.*).

L'aire d'étude est également fréquentée par une population de 30 à 35 mouflons d'Amérique (*Ovis canadensis*) et sert de route de migration à un troupeau de caribous (*Rangifer tarandus*). Le wapiti (*Cervus elaphus*), le cerf mulot (*Odocoileus hemionus*) et l'orignal (*Alces alces*) sont aussi présents en zone forestière ainsi que le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) que l'on retrouve, généralement, à de plus basses altitudes. Les prédateurs connus de la chèvre de montagne dans cette région sont le cougar (*Felis concolor*), l'ours grizzli (*Ursus arctos*) et le loup (*Canis lupus*). Le coyote (*Canis latrans*), l'ours noir (*Ursus americanus*), le carcajou (*Gulo gulo*) et l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) sont considérés comme des prédateurs potentiels (Festa-Bianchet *et al.* 1994).

1.2 Caractéristiques de la population à l'étude

1.2.1 Effectifs de la population

La population de chèvres de montagne de Caw Ridge n'est plus chassée depuis 1969 mais 20 individus ont été retirés entre 1986 et 1988 pour des programmes de réintroduction. Au début de 1989, la

population comptait 95 individus. Après une baisse des effectifs entre 1990 et 1992 (jusqu'à un minimum de 78 individus), le nombre total d'individus en juin 1993 et 1994 se chiffrait à 103 et 105 individus, respectivement (Festa-Bianchet *et al.* 1994). La population au début de l'été 1993 comptait 40 femelles et 16 mâles adultes (3 ans et plus), 4 femelles et 4 mâle âgés de 2 ans, 6 femelles et 7 mâles âgés d'un an et 26 chevreaux des 2 sexes. En juin 1994, la population comptait 39 femelles et 10 mâles adultes, 6 femelles et 2 mâles âgés de 2 ans, 11 femelles et 9 mâles âgés d'un an et 28 chevreaux des 2 sexes. Depuis 1989, le plus grand nombre de naissances a été enregistré en 1994, soit 28 chevreaux. Il est à noter que le nombre de naissances exclut tous les cas où les chevreaux seraient morts avant d'être vus. Mais étant donné que l'aire d'étude est parcourue chaque jour à partir du 20 mai et que la mise bas a lieu entre la dernière semaine de mai et la première semaine de juin, l'estimation totale des naissances est très fiable.

1.2.2 Capture et marquage

Depuis 1989, 4 trappes de type «clover» construites à l'aide d'un filet monté sur un cadre de métal et 2 trappes en bois Stevenson contrôlées à distance ont été utilisées entre mai et octobre pour capturer les chèvres appâtées avec du sel (2 trappes de bois Stevenson supplémentaires ont été ajoutées en 1994). Les chèvres capturées étaient immobilisées avec une injection de xylazine pour ensuite être pesées, mesurées, âgées et marquées. Généralement, les chevreaux et les jeunes âgés d'un an n'étaient pas drogués. Un antidote, l'Idazoxan, était administré avant de relâcher l'animal (Jorgenson *et al.* 1990). L'âge des individus était déterminé en comptant le nombre d'anneaux de croissance sur les cornes (Stevens et Houston 1989). Le statut reproducteur des femelles (avec ou sans jeune) était établi au moment de la capture et lors des observations

sur le terrain. Il est à noter qu'en 1994, les femelles lactantes et les chevreaux ont été capturés seulement à partir de la mi-août dans le but de réduire les risques d'abandon d'un chevreau par la mère avant le sevrage.

Les femelles adultes étaient marquées à l'aide d'un collier de canevas portant un symbole et une couleur caractéristiques. Les autres classes de sexe et d'âge ont reçu des étiquettes de plastique «Allflex» placées aux oreilles, numérotées et correspondant à une combinaison de couleur unique. Certains individus étaient aussi munis de colliers radio-émetteurs pour faciliter leur localisation et permettre de retrouver la carcasse en cas de mortalité de l'animal. Mis à part les chevreaux, 83 % de la population était marquée en juin 1993 et 91 % à la fin de l'été 1994. Les individus non marqués, mâles ou femelles, étaient classés comme chevreau, jeune d'un an, jeune de 2 ans ou adulte. Le sexe d'un animal non marqué pouvait être déterminé par les caractéristiques des cornes et la posture adoptée pour uriner (Wigal et Coggins 1982; Smith 1988). Étant donné que tous les individus marqués, sauf 2 mâles adultes, étaient vus fréquemment et que le nombre d'individus non marqués observés était toujours constant, l'estimation de la population totale pour les 2 années est très fiable.

CHAPITRE 2

UTILISATION DE L'HABITAT PAR LA CHÈVRE DE MONTAGNE: INFLUENCE DE LA QUALITÉ DE LA NOURRITURE ET DU RISQUE DE PRÉDATION.

Même si les contraintes à l'alimentation des ongulés de montagne sont multiples, comme discuté plus loin, l'objectif principal de ce chapitre est de vérifier l'importance de la qualité de la végétation dans la stratégie alimentaire de la chèvre de montagne. Étant donné que ces contraintes alimentaires ne sont pas ressenties de façon isolée mais plutôt simultanée, je m'attarderai aussi à l'existence de compromis pouvant exister entre la quantité de nourriture disponible, la qualité de la nourriture et le risque de prédation auquel s'exposent les animaux en exploitant cette nourriture.

Les herbivores sauvages des climats tempérés et nordiques font face à plusieurs contraintes alimentaires de façon saisonnière et tout au long de leur vie. De façon générale, on soutient que les herbivores doivent maximiser l'absorption d'énergie, minimiser les dépenses énergétiques et équilibrer l'apport en éléments nutritifs (Seagle et McNaughton 1992). Contrairement aux carnivores, l'énergie n'est pas nécessairement un facteur limitant pour les herbivores, du moins pendant la saison riche (Ellis *et al.* 1976; Belovsky 1984). En effet, la disponibilité de nourriture est souvent moins critique pour un herbivore que pour un carnivore et les coûts engendrés par la quête de nourriture sont souvent moindres parce que l'herbivore n'a pas affaire à une ressource mobile.

Par contre, les herbivores sont souvent limités par les éléments nutritifs essentiels de la nourriture (Lundberg et palo 1993). La

diète d'un herbivore doit compter idéalement un maximum de protéines et un minimum de fibres pour favoriser une plus grande digestibilité (Mattson 1980; Palo *et al.* 1985; Robbins *et al.* 1987). Étant donné la faible teneur en protéines des tissus végétaux l'hiver, la diète d'un herbivore en cette saison sera composée de plantes permettant un maximum d'absorption d'énergie. Ceci est possible si la nourriture sélectionnée contient un minimum de fibres car ainsi, l'animal pourra satisfaire ses besoins métaboliques en ingérant une grande quantité de biomasse puisque le temps de passage de celle-ci dans le rumen sera diminué (Lundberg et Palo 1993). D'ailleurs, en hiver, la quantité de nourriture disponible est souvent moins critique que la qualité (Short *et al.* 1974; Adamczewski *et al.* 1988). Par contre, en été, les herbivores disposent d'une meilleure qualité de nourriture et peuvent être plus sélectifs qu'en hiver. A cause de la sénescence, la valeur nutritive de la plante en hiver est nettement inférieure à sa valeur estivale (Johnston *et al.* 1968; van Soest 1982) et c'est pourquoi les herbivores profitent de l'été pour consommer au maximum une nourriture riche qui leur permettra d'accumuler des réserves corporelles afin d'être capable de soutenir le régime pauvre de l'hiver. Ces variations saisonnières dans la valeur nutritionnelle de la nourriture poussent l'herbivore à adopter un comportement alimentaire qui maximise l'apport de nourriture de bonne qualité en été (Palo *et al.* 1985; Merrill 1994). La sélection de la végétation de meilleure qualité nutritive devient donc profitable en été et peut se manifester par une stratégie de choix d'utilisation de l'habitat ou de composition de la diète.

Peu importe la stratégie de l'herbivore, il doit faire face à des contraintes alimentaires pour combler ses exigences métaboliques. Ces contraintes sont de deux ordres: les contraintes imposées par l'habitat dans lequel l'animal vit et les contraintes intrinsèques à l'animal, c'est-à-dire les contraintes physiologiques.

2.1 Contraintes alimentaires

2.1.1 Contraintes de l'habitat

Les contraintes de l'habitat sont représentées par quatre facteurs principaux. Il s'agit de la qualité de la nourriture ou, plus précisément, le contenu en protéines de la végétation, la composition de la diète, la biomasse de nourriture disponible et le risque de prédation potentiel dans un habitat. Comme mentionné au début de ce chapitre, plusieurs contraintes peuvent apparaître simultanément et influencer grandement la stratégie alimentaire des herbivores. Les variations de climat saisonnières, les exigences physiologiques des différentes classes d'individus et leur stratégie anti-prédatrice génèrent l'existence simultanée de ces contraintes et donc, la nécessité de faire des compromis basés sur ces quatre facteurs principaux.

2.1.1.1 Contenu en protéines

Un minimum quotidien de protéines est requis dans la diète des herbivores. Par exemple, la diète quotidienne d'une vache doit contenir un minimum de 5-6% de protéines pour que le fonctionnement du rumen ne soit pas affecté et donc, que la capacité de digestion de l'animal soit maintenue (Sinclair *et al.* 1982; Larter et Gates 1991). Une diète faible en protéines pourrait alors ralentir le passage de la nourriture dans le rumen à cause de la plus faible digestibilité de la matière. C'est donc dire que le contenu en protéines de la diète, en plus d'être essentiel pour la croissance, la reproduction et la survie des individus, est important pour favoriser la digestion de la nourriture. C'est pourquoi dans bien des études sur la nutrition des herbivores, on remarque une corrélation entre la

digestibilité de la végétation et son contenu en protéines (Mattson 1980; Robbins *et al.* 1987).

Le contenu en protéines de la végétation varie grandement de façon saisonnière, comme expliqué plus haut. L'hiver, la qualité de la nourriture est critique pour la survie, pour la gestation des femelles et la mise bas tandis qu'au printemps et en été, les animaux disposent d'une ressource riche qui favorise leur croissance, leur capacité de reproduction et leur regain de condition corporelle pour la survie hivernale (Mould et Robbins 1981; Adamczewski *et al.* 1987 et 1988; Morgantini et Hudson 1989; Crête et Huot 1993). Mattson (1980), dans sa revue sur l'importance du contenu en azote de la végétation pour les herbivores, met en évidence une relation importante: la capacité d'un animal de convertir la nourriture ingérée en biomasse corporelle est corrélée avec le contenu en azote. Une baisse en contenu protéinique nécessite donc l'ingestion d'une plus grande quantité de nourriture pour rencontrer les exigences métaboliques. Mais une nourriture contenant peu de protéines a généralement, comme expliqué plus haut, une faible digestibilité, beaucoup de fibres et un faible contenu en eau. L'ingestion de cette nourriture est donc limitée par le long temps de passage dans le rumen. La nourriture consommée en hiver pourrait donc ne pas remplir les exigences métaboliques et c'est pourquoi la quantité d'azote est critique en hiver mais ne l'est pas nécessairement en été (Mould et Robbins 1981; Torbit *et al.* 1985). En effet, la quantité de protéines étant un facteur déterminant dans la diète d'un herbivore, celui-ci peut modifier sa stratégie d'utilisation de l'habitat pour bénéficier d'une ressource de meilleure qualité.

Les ongulés de montagne sont soumis à des variations de la qualité de la végétation en fonction de l'altitude et de l'exposition (nord, sud, est, ouest) des sites qu'ils utilisent. Ces deux facteurs font

varier la qualité de la végétation dans le temps. En effet, étant donné le délai dans la croissance végétale au printemps avec l'élévation en altitude, la migration en altitude observée chez les ongulés de montagne peut permettre à ces animaux de profiter d'une végétation à un stade phénologique peu avancé et donc, contenant un maximum de protéines et un minimum de fibres (Albon et Langvatn 1992). Cette stratégie, observée notamment chez le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et le mouflon d'Amérique, aurait un rôle important à jouer dans la condition corporelle des individus puisqu'elle prolongerait la période d'exploitation de ressources de haute valeur nutritionnelle (Hebert 1973; Albon et Langvatn 1992). La consommation prolongée de nourriture ayant un pourcentage de protéines élevé favoriserait donc un plus grand gain de poids, comme ce fut remarqué chez des femelles de cerf élaphe en Norvège (Albon et Langvatn 1992).

Aussi, l'exposition nord des pentes favoriserait une meilleure nutrition tard en été à cause de la croissance plus tardive des plantes. En effet, la fonte des neiges survenant plus tard sur les pentes exposées au nord, les animaux fréquentant ces milieux bénéficient d'une végétation émergente contenant plus de protéines que la végétation déjà mature croissant sur les pentes exposées au sud. D'ailleurs, Pfitsch et Bliss (1985) suggèrent que la préférence des chèvres de montagne du Parc National Olympic pour les pentes exposées au nord serait due d'une part, au microclimat plus frais et d'autre part, à la meilleure qualité de la végétation. Albon et Langvatn (1992) auraient aussi démontré l'avantage d'exploiter les expositions nord des habitats. En effet, les femelles de cerf élaphe ayant fréquenté les milieux exposés au nord auraient tendance à montrer une plus grande masse corporelle que les femelles dont l'habitat aurait été orienté vers le sud. L'altitude et l'exposition des différents habitats sont donc des considérations importantes pour la stratégie alimentaire des ongulés de montagne.

2.1.1.2 Composition de la diète

La qualité de la diète d'un herbivore des régions tempérées dépend bien sûr de la saison mais elle dépend aussi des espèces végétales qui composent la diète. Plusieurs études sur la nutrition des ongulés se sont attardées à la sélection de la diète par les herbivores. En général, les diètes hivernale et estivale diffèrent beaucoup mais les individus préconisent toujours une nourriture à haute teneur en protéines et ayant une digestibilité maximale. L'étude de Larter et Gates (1991) sur le choix d'habitat du bison (*Bison bison*) révèle que leur diète d'été comporte une majorité d'espèces arbustives telle le saule (*Salix spp.*) mais qu'à l'hiver, cette diète laisse place à des espèces de la famille des Cypéracées (*Carex spp.*). La situation est sensiblement la même pour le wapiti des Rocheuses qui privilégie la consommation de saules l'été et de graminoides l'hiver (Morgantini et Hudson 1989).

Pour une courte période, c'est-à-dire au pic de la croissance végétale (fin printemps-début été), tout type végétal est de très bonne qualité au point de vue du pourcentage de protéines. Le degré de sélection est donc très faible à ce moment de la saison et repose essentiellement sur la recherche d'espèces n'ayant peu ou pas de composés secondaires (Seip et Bunnell 1985; Larter et Gates 1991). Par contre, plus l'été avance, plus les animaux deviennent sélectifs et recherchent la nourriture supérieure en terme de protéines (Edge *et al.* 1988). À l'hiver, lorsque tous les végétaux sont pauvres en protéines, les animaux optent pour la nourriture la moins coriace et donc, la plus facilement digestible afin de pouvoir compenser en quantité ce qu'ils ne peuvent avoir en qualité (Merrill 1994). C'est pourquoi on constate souvent une préférence pour les espèces de la famille des Graminées ou des Cypéracées en hiver.

Les ongulés sauvages discriminent la nourriture sur la base de plusieurs critères. Ceux-ci sont le rendement énergétique, le contenu en protéines, la digestibilité (le contenu en fibres) et la présence de composés secondaires (tannins, toxines, etc.) (White 1983). Comme il a été expliqué plus haut, les animaux baseront leur choix selon la qualité saisonnière des espèces. À l'automne et à l'hiver, le type végétal présentant la plus grande digestibilité est celui des graminéoïdes parce qu'il contient moins de fibres que des espèces arbustives telle le saule (Short *et al.* 1974; Larter et Gates 1991). D'autre part, en début de saison estivale, le saule présente un contenu en protéines nettement supérieur à celui des graminéoïdes, soit environ 5 % de plus (Adamczewski *et al.* 1988; Morgantini et Hudson 1989). Au fur et à mesure que l'été avance et que les feuilles de saule sont formées, la teneur en composés secondaires augmente et la qualité de cette ressource diminue (Robbins *et al.* 1987). Ainsi, il est avantageux pour un animal de consommer du saule en début d'été et d'orienter graduellement sa diète vers une ressource qui offrira la meilleure digestibilité puisqu'en saison avancée, le taux de protéines devient critique.

2.1.1.3 Biomasse disponible

D'après White (1983), la sélectivité de la diète est dirigée selon deux critères importants: la quantité de ressources alimentaires disponibles et, ce dont il a été question précédemment, la qualité nutritive de ces ressources. Owen-Smith (1979) fait remarquer dans une étude sur un ongulé d'Afrique, le kudu (*Tragelaphus strepsiceros*), qu'une faible quantité de nourriture force les animaux à s'alimenter plus longtemps et ceci augmente leurs dépenses énergétiques. Ainsi, si des habitats diffèrent en quantité de nourriture disponible, les individus devraient exploiter ceux qui offrent le plus de biomasse. Mais même si le besoin de satisfaire les exigences métaboliques est

toujours présent, les animaux ne vont pas nécessairement sélectionner les habitats qui offrent la plus grande biomasse mais ils vont aussi tenir compte du taux de protéines dans la végétation, de la digestibilité de la matière et du contenu en composés secondaires (Seip et Bunnell 1985). Il devra donc y avoir un compromis entre la quantité et la qualité de la nourriture disponible.

2.1.1.4. Risque de prédation

Le choix d'habitat dans la stratégie alimentaire d'un herbivore repose sur la qualité et la quantité des ressources alimentaires disponibles mais aussi sur le risque de prédation encouru par l'utilisation de l'habitat (Pfitsch et Bliss 1985; Risenhoover et Bailey 1985a). L'existence de ces contraintes multiples oblige l'animal à adopter une stratégie qui prend en compte à la fois ses exigences métaboliques et le danger de prédation existant dans le milieu.

Des études sur le comportement des femelles d'ongulés démontrent que celles-ci adaptent leur stratégie d'utilisation de l'habitat en fonction de leur statut reproducteur, favorisant les endroits sécuritaires, c'est-à-dire offrant l'accès à des falaises ou des escarpements rocheux, lorsqu'elles sont accompagnées d'un jeune (Berger 1991; Festa-Bianchet 1988b). D'autre part, Berger (1991) démontre aussi qu'en gestation, les femelles de mouflons privilégient les habitats riches mais plus risqués dans le but de répondre aux grandes demandes énergétiques de la gestation. Une autre étude sur les mouflons révèle que ceux-ci favoriseraient l'utilisation d'habitats sécuritaires ayant une bonne visibilité, offrant donc la chance de détecter un prédateur avant que celui-ci ne surprenne sa proie (Risenhoover et Bailey 1985a). Cette étude fait aussi remarquer que la proximité d'un terrain de fuite (falaise,

escarpement rocheux) favoriserait l'efficacité alimentaire (nourriture ingérée/unité de temps) puisque la sécurité contre les prédateurs réduirait le besoin de passer beaucoup de temps en alerte dans le but de détecter un prédateur potentiel.

On voit donc que la considération du risque de prédation est essentielle à la stratégie de choix d'habitat. Bien que la satisfaction des exigences nutritionnelles soit élémentaire à la croissance et à la reproduction de l'animal, le choix d'un habitat sécuritaire est fondamental pour sa survie.

2.1.2 Bref aperçu des contraintes ou stress physiologiques

Comme mentionné au début, les contraintes alimentaires sont de deux types: les contraintes de l'habitat et les contraintes physiologiques, c'est-à-dire les contraintes intrinsèques à l'animal. Ces contraintes sont, principalement, la croissance, la reproduction (gestation/lactation) et le maintien de la condition corporelle (c'est-à-dire, l'accumulation de réserves lipidiques et le maintien du poids).

La croissance d'un juvénile nécessite une diète riche, particulièrement en protéines. En effet, même si un jeune cerf maintenu sur une diète contenant seulement 4,5 % de protéines survit, sa croissance est gravement affectée (McEwan et Whitehead 1970). De plus, Smith *et al.* (1975) font remarquer que la période de croissance intense d'un cerf de Virginie (fabrication des protéines structurales, accumulation de réserves corporelles) nécessitait un grand apport de protéines provenant tant du lait maternel que des tissus végétaux. Récemment, une étude sur la nutrition des bovins domestiques a montré qu'une augmentation de protéines dans la diète

des juvéniles améliorerait leur croissance (McKinnon *et al.* 1993). Les besoins relatifs à la croissance pourraient donc influencer le choix d'habitat des individus. Mais la qualité de la diète estivale n'est pas seulement essentielle pour les juvéniles en croissance. En effet, les individus adultes dépendent aussi de la bonne qualité de nourriture en été pour leur regain de condition corporelle, c'est-à-dire reprendre du poids et refaire des réserves de graisses (Adamczewski *et al.* 1988; Morgantini et Hudson 1989).

Dans la littérature, on relie souvent la capacité de reproduction d'une femelle à son poids, c'est-à-dire qu'en-deçà d'un certain seuil de masse corporelle, une femelle ne sera pas en mesure de concevoir ou de produire un jeune viable (Albon *et al.* 1983; Gaillard *et al.* 1992; Kunkel et Mech 1994). Aussi, on affirme qu'un contenu en protéines minimal dans la nourriture est indispensable au maintien du poids et à la bonne condition corporelle et qu'il est donc fondamental pour soutenir les coûts de la reproduction (Sinclair *et al.* 1982; Crête et Huot 1993; Kunkel et Mech 1994). Ainsi, étant donné son incidence sur la capacité reproductrice, le maintien de la condition corporelle constitue une importante contrainte à l'activité d'alimentation d'un animal.

La gestation et la lactation étant des processus physiologiques très coûteux pour les femelles (dépenses énergétiques = $(4-7) \times$ métabolisme basal) (Mattingly et McClure 1982; Sadlier 1982; Oftedal 1985; Robbins 1993), il devient important d'adopter une diète qui permette de produire un rejeton viable et d'assurer en même temps sa propre survie. Ainsi, on a remarqué chez le cerf élaphe que les femelles lactantes passaient plus de temps en moyenne à brouter la végétation que les femelles non-lactantes et qu'elles utilisaient plus souvent des habitats plus riches en protéines (Clutton-Brock *et al.* 1982). La lactation peut donc

représenter une demande supplémentaire à l'alimentation des femelles. De plus, les chances de survie du jeune sont plus grandes si la condition corporelle de la mère est bonne et que celle-ci peut maintenir sa production de lait et assurer la croissance du jeune (Thorne *et al.* 1976; Kunkel et Mech 1994).

2.1.3 Objectifs et hypothèses de travail

L'objectif de cette recherche est de vérifier si la qualité de la nourriture influence la stratégie alimentaire de la chèvre de montagne. Plus précisément, on vise à déterminer si le choix d'utilisation de l'habitat est influencé par la valeur nutritionnelle de la végétation. Pour répondre à cet objectif, deux hypothèses doivent être vérifiées. Tout d'abord, l'hypothèse première de cette recherche est que:

H₁: les sites d'alimentation disponibles sur l'aire d'étude auront des contenus en protéines différents.

À ce sujet, l'aire d'hiver présente un intérêt particulier. En effet, d'après les observations des années précédentes, ce site semble être l'endroit le plus visité par les chèvres en hiver et montre des signes de broutage important. Le broutage pouvant stimuler une nouvelle croissance, l'aire d'hiver contiendrait une forte proportion de végétation émergente donc, riche en protéines (Coughenour 1991; Holland *et al.* 1992; Frank et McNaughton 1993). Ainsi, il devient intéressant de tester l'hypothèse voulant que:

H₁^a: étant donné le broutage important, l'aire d'hiver devrait montrer un contenu en protéines plus grand que les autres sites en été.

La deuxième hypothèse, liée à la première, est la suivante:

H₂: étant donné les différences en qualité entre les sites d'alimentation, les chèvres montreront une préférence pour les sites les plus riches en protéines.

Un objectif supplémentaire de l'étude était de vérifier si la quantité de biomasse disponible différait entre les sites d'alimentation. L'hypothèse suivante fut donc testée:

H₃: les sites d'alimentation disponibles sur l'aire d'étude montreront des valeurs de biomasse différentes.

2.2 Méthodologie

L'étude s'est déroulée pendant les étés 1993 et 1994, entre mai et octobre. Les différents sites d'alimentation ont été déterminés à partir des fréquentations connues de l'aire d'étude par les chèvres de 1989 à 1992. Les sites choisis étaient donc des sites utilisés de façon certaine par les animaux. Les 5 sites sont disposés selon un gradient est-ouest le long de l'aire d'étude. Ils ont tous une exposition différente au soleil et 2 de ces sites sont situés en forêt ouverte (définie comme milieu fermé à cause de la présence d'arbres), soit les 2 sites les plus à l'ouest tandis que les 3 autres sites se trouvent en milieu ouvert, soit sur des pentes alpines ou dans des bassins au-dessus de la limite des arbres (Tab. 2.1). Ces 5 sites se nomment comme suit: Big Ridge (BR), Ridge 3 (R3), North Slope (NS), Westend Summit winter range (aire d'hiver) et Westend Summit male (WES mâle) (Fig. 1.1). Les abréviations seront utilisées tout au long de ce mémoire pour désigner les différents sites.

Tableau 2.1. Caractéristiques des sites d'alimentation utilisés par les chèvres de montagne de la population de Caw Ridge, Alberta. Les sites sont disposés selon un gradient est-ouest, de Big Ridge à Westend Summit male.

Site	Altitude (mètres)	Exposition	Type d'habitat	Distance minimale à un terrain de fuite (mètres)	Association végétale
Big Ridge, BR (extrémité est)	1950	ouest	ouvert	100	<i>Dryas-Salix</i>
Ridge 3, R3	2050	sud-est	ouvert	100	<i>Festuca- Artemisia</i>
North Slope, NS	1750	nord	ouvert	50	<i>Salix-Betula</i>
Westend Summit, aire d'hiver	1880	sud	fermé	150	<i>Agropyron- Fragaria</i>
Westend Summit male, WES mâle (extrémité ouest)	1830	sud-ouest	fermé	100	<i>Agropyron- Hedysarum</i>

2.2.1 Mesure de la biomasse disponible

2.2.1.1 Échantillonnage

La biomasse sur les sites a été mesurée seulement pour l'été 1994. Une seule période d'échantillonnage a eu lieu au début juillet, soit à la fin de la saison de croissance végétale. À chaque site et sur chaque transect, 8 parcelles de 25 cm X 25 cm étaient échantillonnées et la végétation était coupée à 1 cm du sol pour simuler le broutage par les chèvres (Illius et Gordon 1987). Chaque échantillon était constitué de plusieurs espèces différentes et formait donc un composite. Toutes les espèces végétales étaient récoltées sauf les tiges ligneuses et la végétation de hauteur inférieure à 1 cm. La végétation était ensuite séparée en biomasse morte et vivante et séchée à l'air jusqu'à poids stable. Le poids sec de la biomasse vivante était déterminé à l'aide d'une balance électronique.

2.2.1.2 Analyse statistique

Après avoir vérifié la normalité des données, une analyse de variance à 1 facteur fut appliquée pour déterminer si les sites d'alimentation différaient entre eux quant à la quantité de végétation disponible. Par la suite, pour déterminer où se situaient les différences, un test de comparaison multiple de Scheffé a été employé (Zar 1984). Les valeurs moyennes de biomasse vivante disponible sont présentées avec écart-type.

2.2.2 Évaluation de la qualité de la végétation

2.2.2.1 Échantillonnage

L'échantillonnage de la végétation s'est étalé du 6 juin au 26 septembre en 1993 et du 6 juin au 11 septembre en 1994. Deux transects linéaires de 50 mètres ont été installés sur chacun des sites. A chaque période d'échantillonnage et sur chaque transect, 5 échantillons de végétation graminéoïde et 3 échantillons de feuilles et bourgeons de saule étaient récoltés. La végétation graminéoïde signifie la végétation dont les espèces sont de la famille des Graminées ou d'une famille qui s'apparente comme celle des Cypéracées. Les graminéoïdes comprennent donc des espèces herbacées de différentes familles de type graminée. Cette appellation est essentielle puisque les échantillons récoltés sont hétérogènes (renferment plusieurs espèces graminéoïdes), la qualité de la nourriture n'a donc pas été évaluée pour chacune des espèces en particulier. Parfois, des espèces qui ne sont pas de type graminéoïde peuvent avoir été incorporées accidentellement dans les échantillons. La végétation arbustive était constituée d'un seul genre, *Salix spp.* Les feuilles et les bourgeons de saule faisaient partie de l'échantillon lorsque présents. L'aire d'hiver ne contenait pas de saule de même qu'un des transects sur le site R3. Le contenu en protéines fut estimé pour la végétation graminéoïde et arbustive préalablement séchée à l'air jusqu'à poids stable.

2.2.2.2 Estimation de la qualité

Le critère employé pour estimer la qualité de la végétation, tant graminéoïde qu'arbustive, a été le contenu en protéines. Celui-ci a été mesuré en laboratoire par la méthode de Kjeldahl qui consiste à

estimer la quantité de protéines présente à partir du contenu total en azote dans le matériel végétal dissous dans l'acide sulfurique. L'échantillon est préalablement séché à l'air et broyé. La matière végétale est ensuite digérée à l'acide sulfurique à 380°C sur une plaque à digestion en aluminium. L'azote total, sous forme d'ammoniac, est transformé en sulfate d'ammonium et dosé à l'aide d'un système d'injection automatique Tecator. Le principe du système d'injection consiste à neutraliser l'échantillon acidifié par la digestion avec de l'hydroxyde de sodium et de le faire passer à travers une membrane perméable aux gaz (Anonyme 1992). Les gaz d'ammoniac sont alors recueillis dans une solution indicatrice et l'intensité du changement de couleur de la solution est proportionnelle à la concentration d'azote de l'échantillon. Le contenu en azote est donc mesuré par spectrophotométrie. Comme les protéines contiennent en moyenne 16 % d'azote, le contenu en azote multiplié par 6,25 (ou $1/16$ % ou $100/16$) donne une estimation brute du contenu en protéines (Robbins 1993). Ainsi, le résultat obtenu est un pourcentage de protéines brutes contenu dans la matière sèche. Ce rapport de protéines par 100 g de matière végétale a été la mesure utilisée pour déterminer la qualité de la végétation et procéder aux analyses statistiques.

2.2.2.3 Analyses statistiques

Après avoir vérifié la normalité des données, une analyse de variance emboîtée a été utilisée pour déterminer si le contenu en protéines de la végétation différait entre les 5 sites d'alimentation. L'ANOVA-emboîtée mesure l'effet d'un deuxième facteur, ici le site d'alimentation, indissociable d'un premier facteur, la date. L'analyse tient donc compte des facteurs date et site simultanément (McKone et Lively 1993). Pour savoir où se situaient les différences en contenu protéinique entre les sites, la simple représentation

graphique fut utilisée étant donné que les tests de comparaisons multiples (tests post-hoc) sont incompatibles avec des effets emboîtés ou en interaction (Zar 1984; Abacus Concepts 1989). Par contre, les tests de contraste peuvent être employés si on détermine a priori l'hypothèse de contraste à tester (Abacus Concepts 1989). Ainsi, le contraste testant une plus forte teneur en protéines dans la végétation retrouvée dans l'aire d'hiver a été employé. Mis à part ce cas, aucun autre contraste n'a été testé. Les valeurs moyennes de pourcentage de protéines dans la végétation sont présentées avec écart-type.

2.2.3 Utilisation de l'habitat

2.2.3.1 Utilisation des sites

Pour déterminer quelle était l'utilisation de l'habitat par les chèvres, la localisation de tous les groupes de chèvres était enregistrée à tous les jours où le climat et les activités de capture le permettaient. Les fréquences d'utilisation des 5 sites d'alimentation pouvaient donc être comparées entre elles. Les groupes étaient localisés visuellement ou à l'aide des signaux émis par les émetteurs radio. La période de prise de données s'est étalée du 4 mai au 31 octobre en 1993 et du 22 mai au 3 octobre en 1994. Les informations recueillies à chaque localisation étaient les suivantes: date, site, coordonnées UTM, type de groupe (groupe maternel ou mâles adultes), taille de groupe, composition du groupe (femelles et mâles: adultes, 2 ans, 1 an et chevreaux). J'ai exclu les mâles adultes de l'analyse parce que ceux-ci vivent séparés des autres classes de sexe et d'âge, en solitaire ou en petits groupes de 2 à 4 individus. Leur stratégie alimentaire est différente puisqu'ils utilisent majoritairement un seul des 5 sites d'alimentation étudiés et semblent limiter leurs déplacements. C'est pourquoi l'analyse a

porté seulement sur les groupes maternels comprenant les femelles adultes et les juvéniles et chevreaux des deux sexes.

2.2.3.2 Analyses statistiques

Pour vérifier l'hypothèse de la sélection des sites d'alimentation en fonction du contenu en protéines, un test de Chi-carré a été employé. La préférence des chèvres pour les sites les plus riches en protéines devrait être plus susceptible de se manifester lorsque les différences dans la quantité de protéines entre les sites sont les plus marquées. Ainsi, pour les 2 années, la période où les différences sont les plus marquées a été déterminée à partir des résultats obtenus sur le contenu en protéines de chaque site. Et c'est dans cette période seulement que l'hypothèse de la sélection a été testée. Cette période se situe du 22 juin au 15 août en 1993 et du 22 mai au 13 juillet en 1994, soit 55 et 53 jours, respectivement (voir Fig. 2.4 dans section Résultats).

J'ai donc comparé l'utilisation que les chèvres ont fait des 5 sites d'alimentation entre le 22 juin et le 15 août 1993 avec l'utilisation attendue de l'habitat durant cette période s'il y avait eu absence de différences en protéines. L'utilisation attendue de l'habitat entre le 22 juin et le 15 août a été estimée à partir du pourcentage d'utilisation des mêmes sites, en dehors de la période de différences en contenu protéinique entre les sites, multiplié par le nombre d'observations de groupes au cours de cette période de différences. Par exemple, du 4 mai au 21 juin et du 16 août au 31 octobre de façon combinée, le site BR a été utilisé à 22,9 %. Entre le 22 juin et le 15 août (période de différences en contenu protéinique entre les sites), 39 localisations de groupes de chèvres ont été enregistrées. Ainsi, l'utilisation attendue du site BR du 22 juin au 15 août est de $22,9 \% \times 39 = 9$. Les chèvres auraient donc utilisé le site BR 9 fois

sur 39 si les différences en contenu protéinique entre les sites n'avaient pas existé. C'est cette fréquence espérée qui fut comparée avec la fréquence réelle d'observation des groupes sur chaque site et qui permet de calculer le Chi-carré, c'est-à-dire qui permet de déterminer si l'utilisation de l'habitat par les chèvres différait de l'utilisation attendue. Si tel est le cas, ceci indique que la distribution des chèvres parmi les sites est différente dans les 2 périodes de l'été comparées et à ce moment, il faut vérifier si les sites préférés sont les sites à plus forte teneur en protéines.

2.3 Résultats

2.3.1 Biomasse disponible

La biomasse disponible en 1994 diffère entre les sites d'alimentation (Fig. 2.1; ANOVA à 1 facteur: $F_{4, 79} = 4,965$; $p = 0,001$) mais cette différence n'est due qu'à un seul site, le site R3 contenant 65,0 g de biomasse sèche/m², étant supérieur au site BR et à l'aire d'hiver seulement, offrant 26,7 et 27,6 g de biomasse sèche/m², respectivement (Test de Scheffé: dans les 2 cas, $p < 0,05$). Mis à part ces deux cas, je n'ai pu détecter aucune autre différence entre les sites au point de vue de la quantité de végétation vivante disponible.

2.3.2 Qualité de la végétation

2.3.2.1 Contenu en protéines

Le pourcentage de protéines contenues dans la végétation graminéoïde varie, entre juin et septembre, de 16,5 à 5,8 % en 1993 et de 24,8 à 7,6 % en 1994 (Fig. 2.2). La végétation montre un contenu en protéines maximal au début de l'été et celui-ci diminue graduellement avec l'avancement de la saison. Le pic de protéines se

situe autour du 18 juin pour 1993 avec des valeurs variant entre 14,3 et 15,9 % selon les sites. En 1994, le pic de croissance n'est pas visible mais il se situerait avant ou autour du 6 juin. Les premiers échantillons récoltés, soit ceux du 6 juin, renferment des quantités

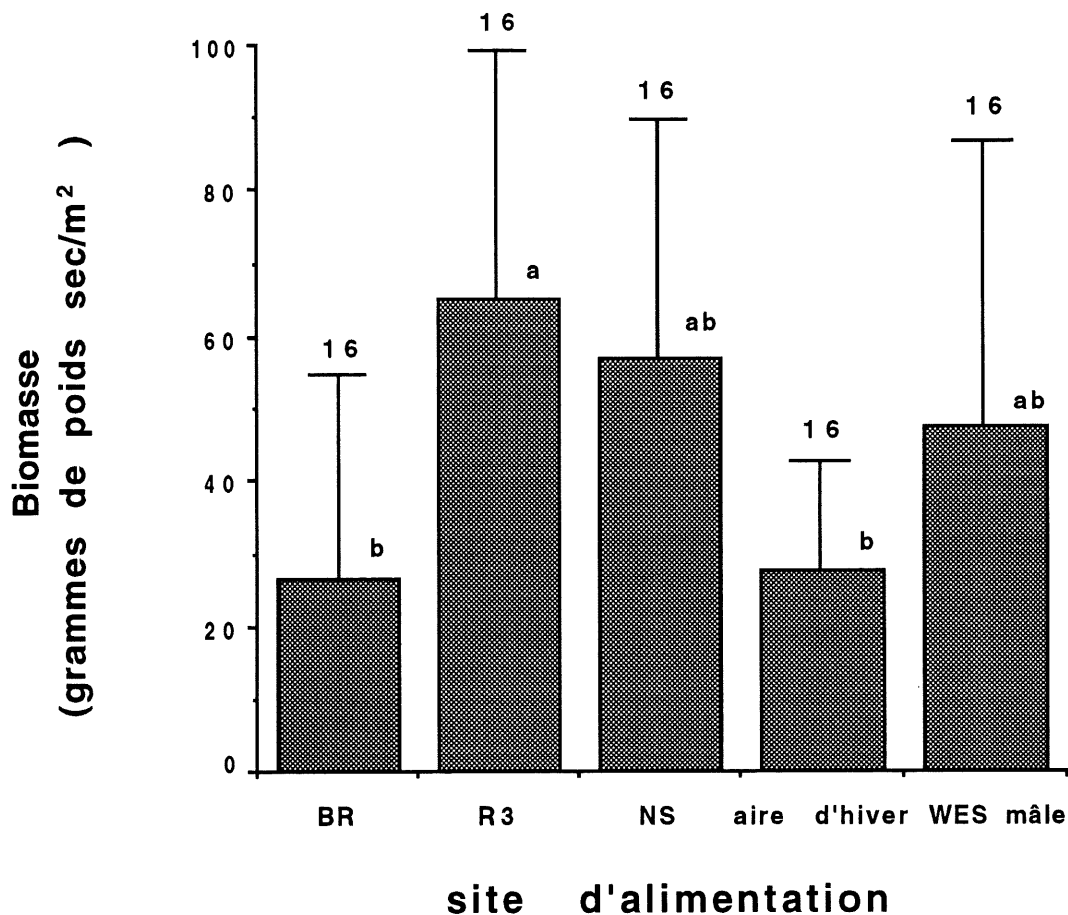


Figure 2.1. Biomasse sèche de végétation vivante disponible sur les 5 sites d'alimentation des chèvres de montagne à Caw Ridge au début de juillet 1994. Le nombre au-dessus des barres d'écart-type indique la taille de l'échantillon et les lettres différentes indiquent la présence de différences significatives entre les sites déterminées par un test de Scheffé.

de protéines allant de 18,8 à 24,8 %. À partir de la fin août-début septembre, la qualité de la végétation est considérablement réduite à 7-10 % de protéines. Le contenu en protéines dans la végétation de 1994 est supérieur à celui de 1993 (ANOVA-emboîtée «site(date, année)»: $F_{48, 592} = 6,719$, $p < 0,001$).

Le pourcentage de protéines dans les feuilles et bourgeons de saule varie, entre juin et septembre, de 18,6 à 4,5 % en 1993 (Fig. 2.3) et de 28,8 à 8,3 % en 1994. Le saule représente une ressource plus riche en protéines que les graminoides en début d'été, contenant souvent plus de 20 % de protéines. Toutefois, les valeurs de protéines du saule et des graminoides atteignent des niveaux comparables en fin d'été variant entre 5 et 8 %. Le saule constitue une ressource supérieure en terme de protéines en 1994 en comparaison à 1993 (ANOVA-emboîtée «site (date, année)»: $F_{33, 119} = 2,572$, $p < 0,001$).

2.3.2.2 Différences entre les sites

Les résultats des analyses de variance emboîtées effectuées sur le contenu en protéines de la végétation retrouvée sur les différents sites d'alimentation indiquent que les différences observées dans le contenu protéinique sont dues à la date ainsi qu'aux sites d'alimentation (Tab. 2.2). Pour les 2 années et les 2 types de végétation étudiés, les facteurs date et site ont un effet significatif sur la quantité de protéines présentes (dans tous les cas, $p < 0,05$). Donc, en plus d'un effet causé par la date, c'est-à-dire la maturation de la végétation avec l'avancement de la saison, le contenu en protéines diffère selon les sites d'alimentation. Ces différences ont pu être ciblées à l'aide d'un test de contraste et de l'analyse graphique des résultats.

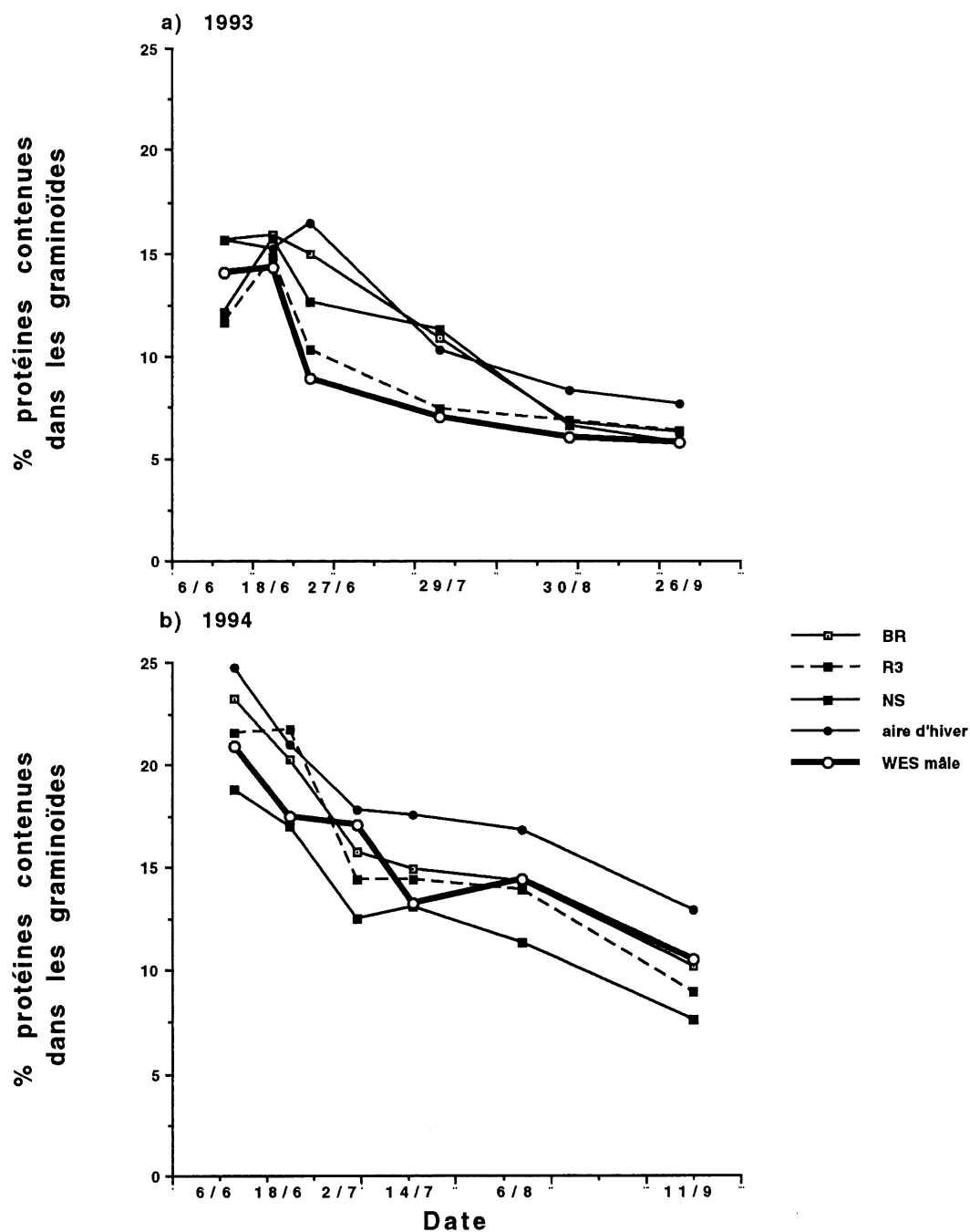


Figure 2.2. Contenu en protéines de la végétation graminoidé dans les 5 sites d'alimentation utilisés par les chèvres de montagne de Caw Ridge au cours de l'été a) 1993 (ANOVA-emboîtée «site (date)»: $F_{24, 326} = 7,237$, $p < 0,001$, $n = 356$) et b) 1994 (ANOVA-emboîtée «site (date)»: $F_{24, 266} = 6,155$, $p < 0,001$, $n = 296$).

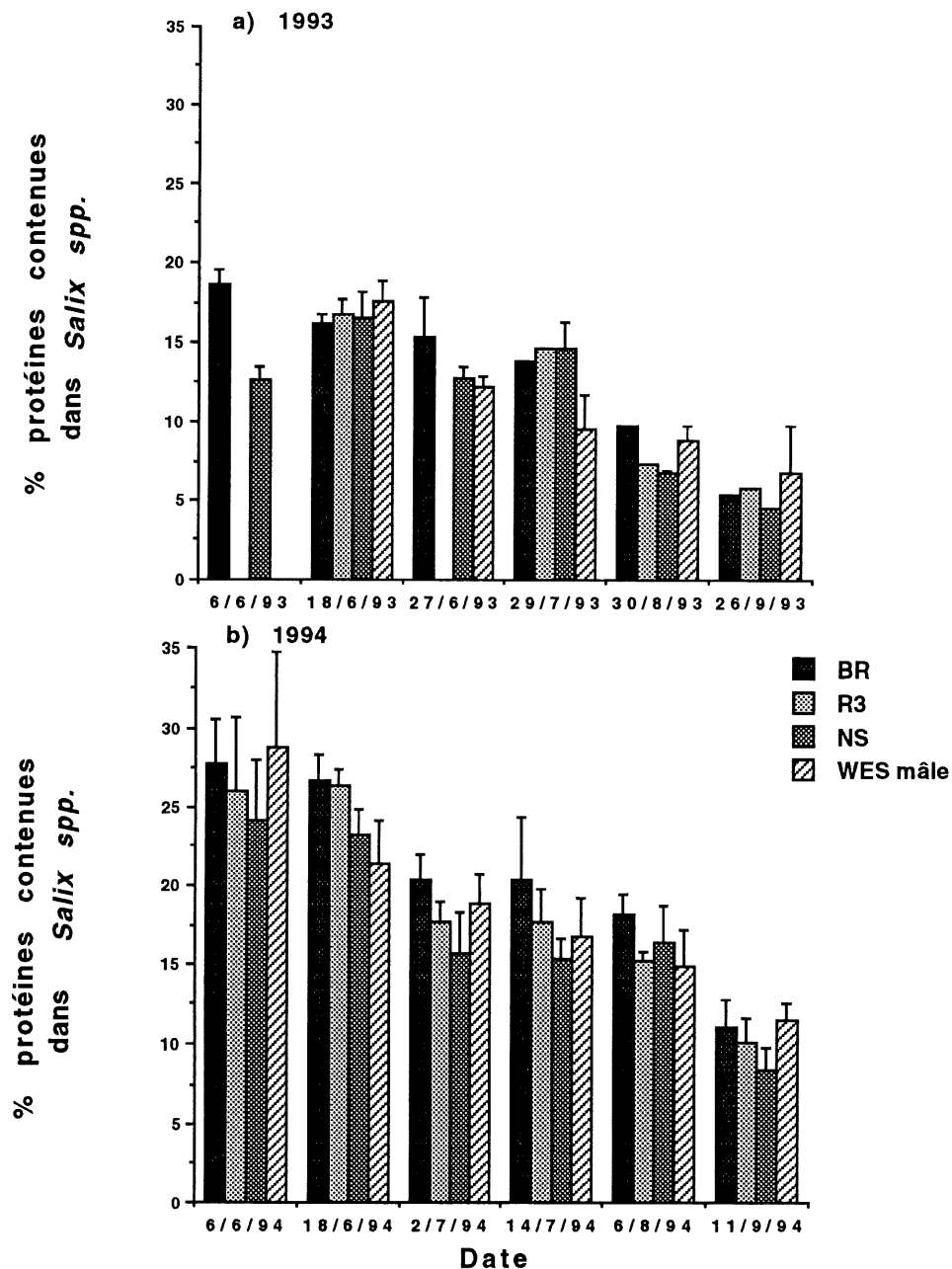


Figure 2.3. Contenu en protéines des feuilles et bourgeons de saule dans 4 sites d'alimentation utilisés par les chèvres de montagne de Caw Ridge au cours de l'été a) 1993 (ANOVA-emboîtée «site (date)»: $F_{15,18} = 3,092$, $p = 0,012$, $n = 39$) et b) 1994 (ANOVA-emboîtée «site (date)»: $F_{18,101} = 3,383$, $p < 0,001$, $n = 125$).

Tableau 2.2. Résultats intégraux des analyses de variance emboîtées effectuées sur le pourcentage de protéines contenues dans la végétation échantillonnée sur les 5 sites d'alimentation à 6 dates entre juin et septembre 1993 et 1994 (l'effet emboîté est représenté par le facteur «site (date)»; F= valeur partielle de F; p= valeur de probabilité).

Année	Type de végétation	Facteur	degré de liberté	Somme des carrés	Carré moyen	F	p
1993	graminoïdes (n= 356)	Date	5	4196,618	839,324	172,706	< 0,001
		Site (Date)	24	844,128	35,172	7,237	< 0,001
		(Résidus)	(326)	(1584,304)	(4,860)		
	Salix spp. (n= 39)	Date	5	555,643	111,129	51,135	< 0,001
		Site (Date)	15	100,811	6,721	3,092	0,012
		(Résidus)	(18)	(39,119)	(2,173)		
1994	graminoïdes (n= 296)	Date	5	4331,578	866,316	128,707	< 0,001
		Site (Date)	24	994,231	41,426	6,155	< 0,001
		(Résidus)	(266)	(1790,419)	(6,731)		
	Salix spp. (n= 125)	Date	5	3560,903	712,181	108,660	< 0,001
		Site (Date)	18	399,164	22,176	3,383	< 0,001
		(Résidus)	(101)	(661,977)	(6,554)		

Le test de contraste entre l'aire d'hiver et les autres sites en 1993 révèle que ce site a tendance à surpasser les sites R3, NS et WES mâle en terme de contenu protéinique dans la végétation graminéoïde mais n'est pas différent du site BR (Tab. 2.3). Le même patron se répète pour l'année 1994, l'aire d'hiver étant supérieure à tous les sites sauf le site BR. Par contre, la dernière moitié de l'été est le seul moment de la saison où le site d'hiver surpasse même le site BR (Tab. 2.4). Il apparaît donc que l'aire d'hiver contient plus de protéines que les autres sites mais que le site BR constitue également un site de bonne qualité. La figure 2.2 illustre clairement la supériorité du site d'hiver par rapport aux sites R3, NS et WES mâle qui sont de moindre qualité ou de qualité intermédiaire.

Tableau 2.3. Résultats des tests de contrastes effectués sur le pourcentage de protéines contenues dans la végétation graminéoïde entre l'aire d'hiver et les 4 autres sites de l'aire d'étude de Caw Ridge à 6 dates entre juin et septembre 1993. Le contraste teste si l'aire d'hiver contient plus de protéines que tous les autres sites (*: différence statistique significative ($p < 0,05$) entre les sites; x: aucune différence statistique ($p > 0,05$) entre les sites; -: aucune statistique calculée car la valeur de contenu protéinique de l'aire d'hiver était inférieure à celle du site comparé).

Date	Aire d'hiver comparée à			
	BR	R3	NS	WES mâle
6/6/93	x	*	*	x
18/6/93	-	x	-	x
27/6/93	x	*	*	*
29/7/93	-	*	-	*
30/8/93	x	x	x	*
26/9/93	x	x	*	x

Tableau 2.4. Résultats des tests de contrastes effectués sur le pourcentage de protéines contenues dans la végétation graminéoïde entre l'aire d'hiver et les 4 autres sites de l'aire d'étude de Caw Ridge à 6 dates entre juin et septembre 1994. Le contraste teste si l'aire d'hiver contient plus de protéines que tous les autres sites (*: différence statistique significative ($p < 0,05$) entre les sites; x: aucune différence statistique ($p > 0,05$) entre les sites; -: aucune statistique calculée car la valeur de contenu protéinique de l'aire d'hiver était inférieure à celle du site comparée).

Date	Aire d'hiver comparée à			
	BR	R3	NS	WES mâle
6/6/94	x	*	*	*
18/6/94	x	-	*	*
2/7/94	x	*	*	x
14/7/94	*	*	*	*
6/8/94	*	*	*	*
11/9/94	*	*	*	*

Étant donné l'impossibilité de procéder à des tests de comparaisons multiples avec des effets emboîtés, la représentation en histogramme (Fig. 2.4) est utile pour cerner les différences entre les sites qui peuvent être moins visibles avec une représentation sous forme de courbes comme à la figure 2.2. L'observation de l'histogramme en 1993 (Fig. 2.4a) montre assez clairement que l'aire d'hiver et le site BR (7,7-16,5 % et 6,2-15,9 % de protéines, respectivement, au cours de l'été) sont de meilleure qualité que les sites R3 et WES mâle (6,3-14,8 % et 5,8-14,3 % de protéines, respectivement). Le site NS (5,8-15,7 % de protéines), quant à lui, semble de qualité intermédiaire. En 1994, le site d'hiver est toujours supérieur (12,9-24,8 % de protéines au cours de l'été) mais le site BR semble avoir perdu de sa qualité relativement au site d'hiver

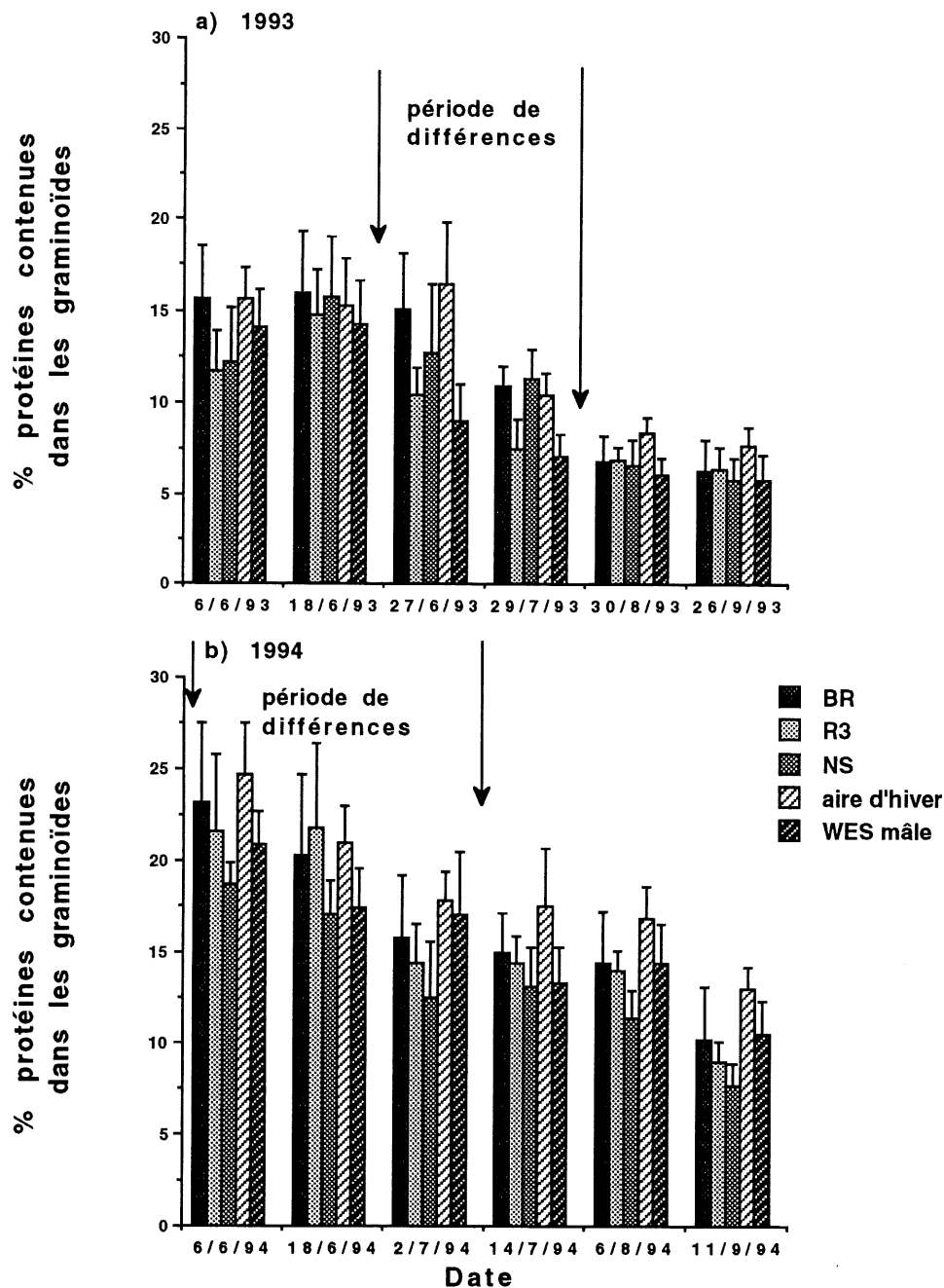


Figure 2.4. Contenu en protéines de la végétation graminoidé dans les 5 sites d'alimentation utilisés par les chèvres de montagne de Caw Ridge au cours de l'été a) 1993 et b) 1994. La période située entre les 2 flèches indique la période de l'été où les différences étaient les plus marquées entre les sites.

(10,2-23,3 % de protéines). En effet, il est plus comparable aux autres sites. Néanmoins, les sites R3 (9,0-21,6 % de protéines) et NS (7,6-18,8 % de protéines) correspondent aux sites les moins riches (Fig. 2.4b).

L'histogramme de la figure 2.4 a aussi permis de déterminer quelle était la période où les différences entre les sites étaient les plus marquées. Pour 1993, cette période se situe du 22 juin au 15 août, soit après l'apparition du pic de croissance du 18 juin où tous les sites offrent une nourriture de bonne qualité (entre 14,3 et 16,5 % de protéines) et avant la période où la végétation est de basse qualité partout (entre 5,8 et 8,3 % de protéines). La période de différences pour 1994 se situe bien avant celle de 1993 à cause de l'apparition du pic de croissance beaucoup plus tôt cette année-là. Le pic ayant eu lieu avant ou autour du 6 juin, la période de différences plus marquées a été établie entre le 22 mai et le 13 juillet. L'histogramme de la figure 2.4 montre qu'après le 13 juillet, mis à part le site d'hiver, les 4 autres sites sont assez comparables (entre 13,1 et 14,3 % de protéines). Il est à noter que les forts taux de protéines en 1994 rendent difficile la distinction de qualité parmi les sites, les valeurs étant toutes bien au-delà de 10 % de protéines.

2.3.3 Utilisation de l'habitat

La distribution observée des groupes de chèvres en 1993 est différente de la distribution attendue pour la période du 22 juin au 15 août. En effet, le test du Chi-carré révèle que l'utilisation réelle de l'habitat par les chèvres diffère de l'utilisation prévue (Fig. 2.5a). Donc, du 22 juin au 15 août, l'utilisation des 5 sites d'alimentation par les chèvres diffère par rapport à l'utilisation de ces 5 sites le reste de l'été. Mais la préférence des chèvres pour les sites NS et WES mâle indique que les chèvres ne choisissent pas les sites avec

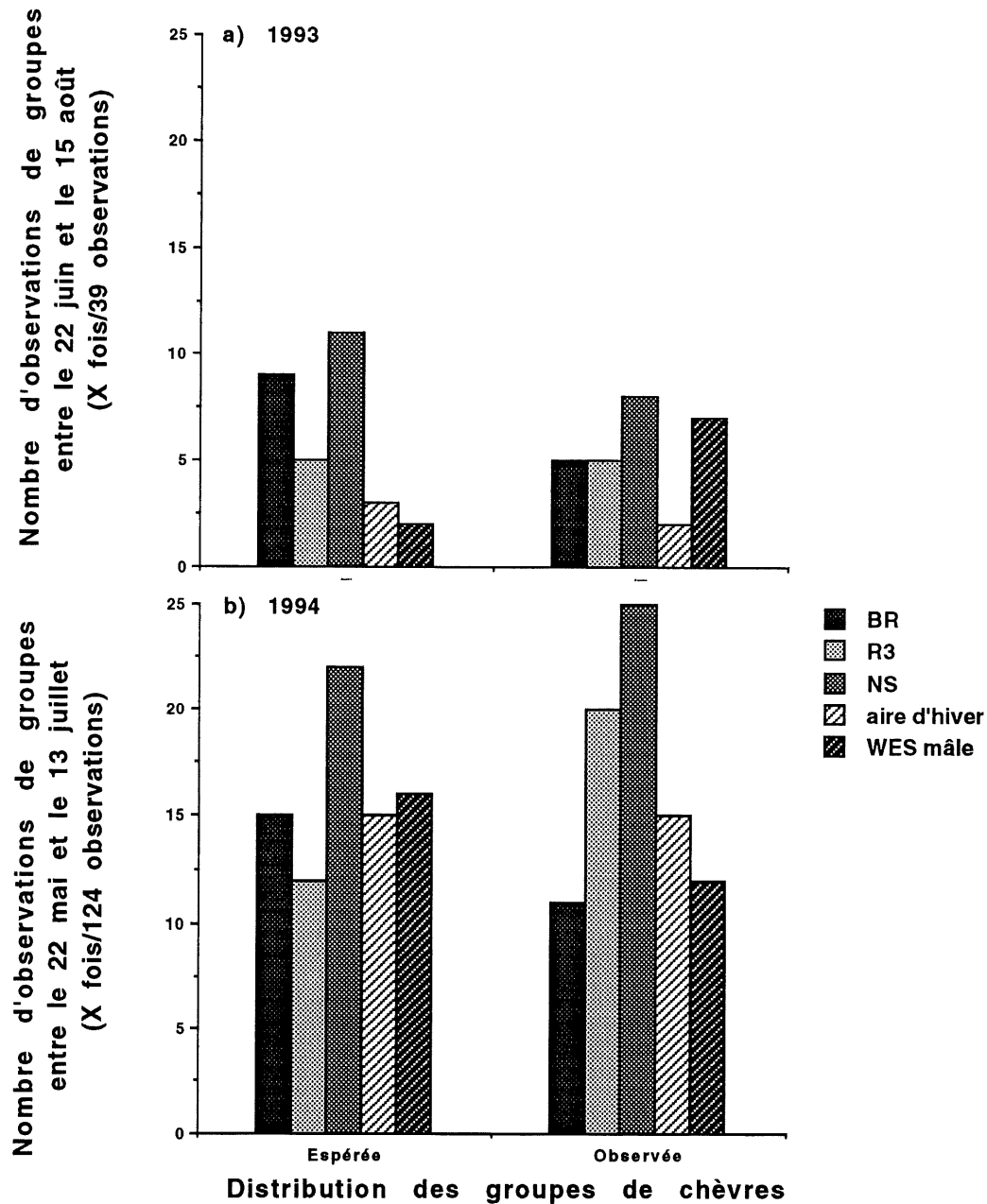


Figure 2.5. Utilisation des sites d'alimentation par les chèvres de montagne de Caw Ridge en comparaison avec l'utilisation attendue de ces sites en l'absence de différences protéiniques entre le a) 22 juin et 15 août 1993 ($X^2_4 = 15,43$, $p < 0,05$) et b) 22 mai et 13 juillet 1994 ($X^2_4 = 7,81$, $p > 0,05$).

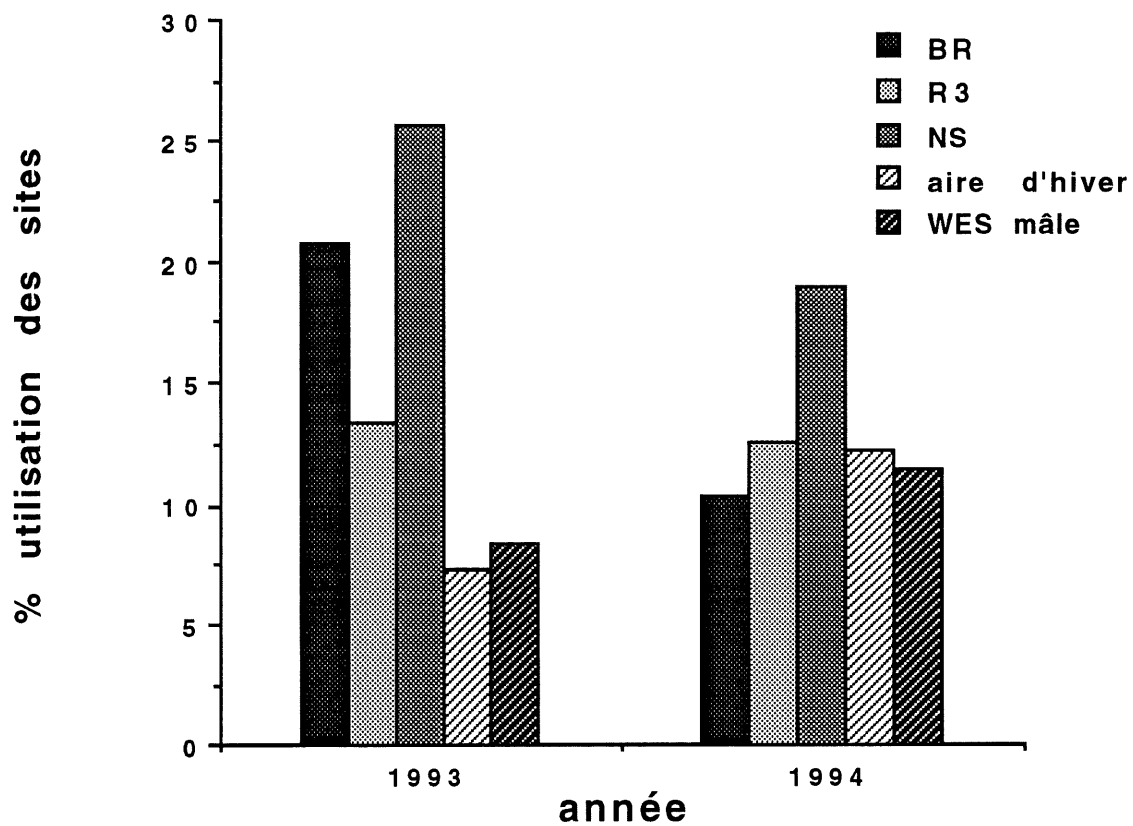


Figure 2.6. Utilisation des sites d'alimentation par les groupes maternels de chèvres de montagne de Caw Ridge au cours des étés 1993 (n= 179 observations) et 1994 (n= 269 observations).

le plus haut taux de protéines. En effet, le site NS contient une quantité moyenne de protéines tandis que le site WES mâle montre le plus bas taux de protéines cette année-là.

En 1994, le test de Chi-carré révèle que les chèvres n'utilisent pas l'habitat d'une façon différente de celle attendue et qu'elles ne discriminent donc pas entre les sites en fonction de la teneur en protéines (Fig. 2.5b). Néanmoins, les sites que les chèvres semblent utiliser le plus entre le 22 mai et le 13 juillet sont les sites R3 et NS, des sites montrant un plus faible taux de protéines par rapport aux autres.

La figure 2.6 montre l'utilisation des différents sites pour la saison estivale complète. Cette figure illustre que le site NS est souvent privilégié au cours des 2 étés (25,7 et 19,0 % du temps) de même que le site BR (20,7 %) et ce, surtout en 1993. En 1994, l'utilisation du site NS est supérieure à tous les autres sites.

2.4 Discussion

2.4.1 Qualité de la végétation et biomasse

Dans les climats tempérés-nordiques, le contenu en protéines dans la végétation pendant les mois d'été varie comme suit: espèces arbustives, 8 à 23 %, et espèces graminoides, 2 à 20 % (Adamczewski *et al.* 1988; McCorquodale 1993; Morgantini et Hudson 1989). Dans la présente étude, la végétation graminoides de 1993 présente des taux variant entre 6 et 16 % et en 1994, les taux varient entre 7 et 25 %. Ce pourcentage de protéines peut aller jusqu'à 33 % si les échantillons contiennent des espèces herbacées autres que des graminoides telle la balsamine ou le tournesol (McCorquodale 1993). Étant donné que nos échantillons étaient des composites, il se peut

que des espèces herbacées autres que des graminoides aient fait involontairement partie des échantillons mais ceci ne suffirait pas à expliquer les valeurs toujours plus élevées de 1994 dans les pourcentages de protéines. Néanmoins, les plus hauts pourcentages de protéines de 1994 peuvent s'expliquer par le climat plus clément cette année-là qui aurait amené un printemps hâtif et favorisé de façon importante la croissance végétale. De plus, il est reconnu que le contenu en protéines de la végétation de haute montagne peut être très élevé au moment du pic de croissance, c'est-à-dire au début de l'été (Hebert 1973). D'ailleurs, le meilleur contenu en protéines dans la végétation de 1994 se manifeste surtout dans la première moitié de l'été car, à la fin de l'été, les deux années d'étude ont des taux comparables de protéines, soit 6 et 7 % respectivement.

En général, le climat de montagne soumis à des variations saisonnières importantes représente une contrainte à l'alimentation des herbivores. En effet, même si la saison estivale permet aux individus de bénéficier d'une diète riche, l'hiver offre souvent peu de ressources alimentaires de bonne qualité nutritive. Dans la littérature, une végétation contenant plus de 10 % de protéines est considérée de bonne qualité nutritive et sous un seuil de 5 %, la nourriture est considérée de qualité insuffisante pour maintenir le métabolisme d'un animal (Mould et Robbins 1981; Sinclair *et al.* 1982; Larter et Gates 1991). Les valeurs de contenu protéinique obtenues au cours des deux étés sur l'aire d'étude de Caw Ridge se situent au-dessus de 6 % et suggèrent donc que le contenu en protéines n'est pas un facteur limitant en été dans cette population.

Le saule s'avère une ressource souvent plus riche que les graminoides mais pour une période de temps limité. En effet, même si le contenu en protéines du saule dépasse facilement 20 % (Adamczewski *et al.* 1988; Morgantini et Hudson 1989), sa qualité

diminue rapidement avec la maturation des feuilles à cause de l'augmentation de la concentration des composés secondaires (Palo *et al.* 1985). Ceux-ci ont pour effet de diminuer considérablement la digestibilité de la matière et aussi la faculté de digestion des animaux dû à la présence de toxines (Mattson 1980; Bryant *et al.* 1991; Robbins 1993). Ainsi, la consommation d'espèces riches en début de saison suivie d'un transfert sur une ressource contenant moins de protéines mais offrant une meilleure digestibilité est souvent une alternative rencontrée par les ongulés sauvages (bison: Larter et Gates 1991; cerf élaphe: Albon et Langvatn 1992; Merrill 1994).

L'analyse de la quantité de végétation disponible pour les chèvres révèle que, outre le site R3 qui offre plus de biomasse verte que le site BR et l'aire d'hiver, tous les sites renferment la même quantité de végétation disponible. Ainsi, les chèvres utilisant le site R3 pourraient compenser le taux de protéines intermédiaire en 1994 par une plus grande disponibilité de biomasse vivante. De même, les deux meilleurs sites en terme de protéines, soit BR et l'aire d'hiver, sont aussi ceux avec la moindre biomasse. En dépit de la grande variabilité des données de biomasse (le séchage de la végétation à l'air plutôt qu'à 80°C, pouvant être une source d'erreur dans les calculs de biomasse sèche, peut aussi contribuer à réduire la fiabilité des résultats) et de l'absence de données recueillies sur une autre année, on ne peut exclure que le comportement d'utilisation de l'habitat des chèvres de montagne de Caw Ridge ait été influencé par la quantité de végétation disponible. Les différences statistiques entre les sites dans la quantité de biomasse disponible suggèrent la possibilité d'un compromis entre la qualité de la nourriture et la quantité.

2.4.2 Utilisation de l'habitat

La quantité de protéines serait un élément limitant dans la population si les valeurs se situaient nettement en-deçà du minimum requis pour le maintien du métabolisme. Ce minimum varie selon les espèces mais, par exemple, il est de 6,8 % pour un orignal (Schwartz *et al.* 1987). Sur l'aire d'étude, les valeurs de contenu protéinique ne sont jamais inférieures à 5 %, du moins entre les mois de juin et septembre, et dépassent souvent les 10 %. Les protéines ne sont donc pas limitantes pour les chèvres en saison estivale.

Néanmoins, en été, les animaux devraient profiter d'une nourriture de bonne qualité nutritive pour faire des réserves corporelles (Hjeljord 1973; White 1983; Bruno et Lovari 1989; Berger 1991; Cook *et al.* 1994). Il est donc normal de s'attendre à ce qu'ils sélectionnent les habitats de meilleure qualité durant cette période. Et cette sélection est d'autant plus importante que les herbivores vivant dans des climats de montagne saisonniers ne bénéficient pas d'une saison riche très étendue. Ils doivent donc concentrer leurs efforts de sélection sur 8-12 semaines pour restaurer leur condition corporelle et accumuler des réserves pour la survie hivernale. White (1983) a d'ailleurs démontré que de faibles différences dans la qualité de la nourriture consommée par les herbivores nordiques pouvaient avoir des répercussions considérables sur leur survie hivernale ou leur productivité. La sélection d'une diète riche en été favoriserait donc le gain de poids corporel des individus et augmenterait la probabilité de conception des femelles à l'automne et les chances de survie des individus pendant l'hiver. La courte existence de la nourriture de qualité en région montagneuse force donc les individus à faire un effort de sélection durant l'été. Leur stratégie alimentaire devrait donc être adaptée à cette contrainte.

Les résultats obtenus au cours des 2 années d'étude ne montrent pas de sélection de la part des chèvres pour les sites d'alimentation dont la végétation renferme le plus de protéines. Bien qu'en 1993 l'utilisation observée des sites d'alimentation par les chèvres diffère de l'utilisation attendue, celles-ci ne choisissent pas les meilleurs en terme de protéines. Cette absence de sélection pour les sites les plus riches en protéines apparaît surprenante. En effet, étant donné l'importance cruciale de consommer aussi longtemps que possible une nourriture de bonne qualité nutritive durant l'été, on pourrait s'attendre à un certain degré de sélection des habitats comme il a été rapporté chez d'autres espèces (bison: Larter et Gates 1991; cerf élaphe: Albon et Langvatn 1992; Merrill 1994).

Dans la population de chèvres de montagne à l'étude, l'absence de sélection pour les habitats les plus riches en protéines indique que ce n'est pas la stratégie adoptée par cette population. Aussi, la stratégie voulant que l'utilisation des différents habitats soit fonction de l'exposition au soleil de ces habitats (Pfitsch et Bliss 1985; Albon et Langvatn 1992) ne peut être considérée comme une possibilité dans le cas présent. En effet, cette stratégie implique que les animaux privilégient les sites exposées au nord parce que ceux-ci offrent une meilleure qualité de végétation pendant une plus longue période dû au délai dans la croissance des plantes. Ici, même si un des sites les plus fortement utilisés est un site exposé au nord (NS), il ne présente pas la meilleure qualité de la végétation en aucun temps durant les deux étés.

Mais l'existence d'un compromis entre la qualité de la végétation et le risque de prédation pourrait expliquer l'absence de sélection sur la base du contenu en protéines. La préférence du site NS en 1993 indique que les chèvres peuvent avoir fait un compromis entre une qualité de végétation intermédiaire mais un risque de prédation

moins élevé. En effet, cet endroit comporte plusieurs terrains de fuite à proximité. La présence d'escarpements rocheux et de pentes abruptes rend ce site plus difficile d'accès pour les prédateurs et donc, relativement plus sécuritaire pour les chèvres de montagne que les autres sites . Par contre, la forte proportion de groupes retrouvés sur le site WES mâle ne peut être expliquée de la même façon. Bien que ce site démontre une infériorité quant à son contenu en protéines, on ne peut suggérer que les chèvres aient sacrifié la qualité de la nourriture au profit d'une sécurité accrue puisque ce site est situé en forêt ouverte et qu'il représente ainsi un plus grand risque de prédation. En effet, les habitats fermés, tels les forêts denses ou ouvertes, représentent un plus grand risque de prédation pour les chèvres de cette population car 64 % des cas de prédation enregistrés entre 1988 et 1993 sur l'aire d'étude de Caw Ridge l'ont été dans des habitats fermés tel une forêt ouverte (Festa-Bianchet *et al.* 1994). La visibilité étant faible dans ce type d'habitat à cause de la présence d'arbres, les prédateurs peuvent s'embusquer et surprendre plus facilement une proie. Malgré les hauts taux de protéines contenus dans la végétation, le site d'hiver peut également avoir été évité en été à cause de sa localisation en forêt ouverte.

En 1994, la distribution des chèvres à travers les sites d'alimentation pendant la période de différences protéiniques n'est pas différente de celle pendant la période de similarité. C'est donc dire que les chèvres ne démontrent pas de préférence pour un ou des sites supérieurs en contenu protéinique. D'ailleurs, les deux sites visités le plus souvent par les chèvres apparaissent comme les plus pauvres, soit R3 et NS . Dans le cas de NS, l'explication précédente s'applique toujours et l'élément sécurité contre les prédateurs prend d'autant plus d'ampleur que la qualité de végétation du site NS est la moindre parmi les 5 sites. La favorisation du site R3, quant à lui, peut difficilement s'expliquer par une plus grande disponibilité de

biomasse verte étant donné que le site R3 ne diffère pas des sites NS et WES mâle. Par contre, on ne peut exclure l'existence d'un compromis entre la qualité de la végétation et la quantité puisque les deux sites d'alimentation affichant les plus hauts taux de protéines sont aussi les deux sites présentant la plus faible disponibilité de biomasse selon les données recueillies en 1994. Il se peut alors que le site BR et l'aire d'hiver aient été évités, en partie, à cause de la quantité de nourriture limitée.

Néanmoins, l'explication la plus plausible à l'absence de sélection de l'habitat en fonction de la valeur nutritionnelle de la végétation semble être l'existence d'un compromis entre la qualité de la nourriture et le risque de prédation. En effet, plusieurs exemples de compromis semblables ont été rapportés dans la littérature. Chez le mouflon d'Amérique, les femelles en phase finale de gestation ont tendance à prendre plus de risques et à s'alimenter dans des habitats riches afin de combler les grandes demandes énergétiques. Par la suite, une fois l'agneau né, les femelles utilisent des sites pauvres en protéines (6 % comparé à 11%) mais sécuritaires afin d'assurer la survie du nouveau-né et ce, même si les coûts de la lactation sont très élevés (Oftedal 1985; Berger 1991; Robbins 1993). Dans une autre population de mouflons, les femelles en gestation migrent plus tôt vers les habitats de haute altitude que les femelles non-gestantes, c'est-à-dire avant même le début de la croissance des nouveaux plants, afin de mettre bas dans un habitat sécuritaire pour les agneaux (Festa-Bianchet 1988b). La plus faible densité de prédateurs en haute altitude représente l'unique avantage de cette migration hâtive puisque le délai dans la croissance végétale a pour conséquence de forcer les femelles à se nourrir des vieilles pousses de l'année précédente et donc, à consommer une nourriture très pauvre (Festa-Bianchet 1988b). Ceci démontre le niveau de contrainte important de la prédation dans la stratégie alimentaire

des herbivores. Le même genre de compromis a aussi été rapporté chez d'autres espèces d'ongulés. En effet, les femelles de caribous et d'orignaux accompagnées de nouveaux-nés ont tendance à privilégier la stratégie anti-prédatrice en sacrifiant les habitats où la végétation est de meilleure qualité mais où le risque de prédation est plus grand (Edwards 1983; Bergerud *et al.* 1984 et 1990).

À défaut d'exclure complètement les prédateurs du territoire, la migration en altitude a pour effet de rendre l'accès à des proies potentielles plus difficile parce que celles-ci migrent dans des endroits accidentés, rocaillieux où les déplacements peuvent être difficiles ou même dangereux pour un prédateur. De plus, l'utilisation répétitive des mêmes lieux, année après année, représente un avantage pour une population de proies car la familiarité des lieux (emplacement des terrains de fuite) leur donne plus de chances de réussir à fuir un éventuel prédateur (Festa-Bianchet 1988b). Mais la distance de ces migrations étant plutôt réduite, cela rend peut-être cette stratégie inefficace pour certaines populations qui restent très vulnérables face à leurs prédateurs (Fryxell *et al.* 1988). Ainsi, une alternative à l'exclusion dans des habitats hors de la portée des prédateurs pourrait être la fréquence élevée des déplacements. En effet, les déplacements fréquents des proies évitent que leurs localisations soient prévisibles et rendent ainsi la tâche de les retrouver plus difficile pour les prédateurs.

L'aire utilisée par les chèvres de montagne de la population à l'étude couvre environ 21 km² de toundra alpine et est entourée de forêt de conifères, la différence entre basse (forêt) et haute (pente alpine) altitude ne variant qu'entre 80 et 400 mètres au maximum selon les sites. La superficie restreinte de l'habitat et la proximité de la limite des arbres rendrait donc une migration en altitude trop peu efficace pour cette population. Cependant, l'utilisation de toute

l'étendue de l'aire d'étude et les déplacements continuels entre les sites pourraient constituer une défense contre les prédateurs. En effet, les chèvres (excluant les mâles adultes) utilisent tous les sites d'alimentation durant l'été et elles sont rarement vues plus de 3 jours consécutifs dans un même site (obs. pers). Bien qu'on croit que la chèvre de montagne soit un herbivore sélectif dans le choix des espèces végétales consommées (Dailey *et al.* 1984; Pfitsch et Bliss 1985) et donc, sélectif de la qualité de la végétation, l'absence de préférences marquées pour les sites les plus riches en protéines suggère que les déplacements entre les sites sont très importants et même plus importants que la sélection de sites de meilleure valeur nutritionnelle. La considération du risque de prédation serait alors plus essentielle pour la survie des individus de cette population que le seraient les bénéfices nutritionnels d'une nourriture de haute qualité. Ainsi, la fréquence des déplacements entre les sites d'alimentation serait la stratégie anti-prédatrice privilégiée par les chèvres de cette population.

En conclusion, les résultats obtenus au cours de cette étude me permettent d'affirmer que, malgré les différences retrouvées entre les sites, le contenu en protéines de la végétation n'est pas le critère principal utilisé par les chèvres de montagne de cette population pour choisir les sites d'alimentation. Bien qu'un compromis entre la qualité de la nourriture et la quantité ne puisse être exclu, le risque de prédation semble prédominer sur la sélection de sites alimentaires riches, comme en fait état la fréquence des déplacements à travers l'aire d'étude. L'existence du risque de prédation constitue donc une contrainte fondamentale à la stratégie alimentaire de la chèvre de montagne de la population de Caw Ridge.

CHAPITRE 3

LE COMPORTEMENT D'ALERTE CHEZ LA CHÈVRE DE MONTAGNE: INFLUENCE DE L'ÂGE, DU SEXE, DU STATUT REPRODUCTEUR, DE LA TAILLE DE GROUPE ET DU TYPE D'HABITAT FRÉQUENTÉ.

Le comportement d'alerte, aussi appelé comportement de vigilance, est une stratégie anti-prédatrice très répandue dans le monde animal (oiseaux: Caraco 1979; Bertram 1980; Lendrem 1983; rongeurs: Hoogland 1979; Holmes 1984; ongulés: Lipetz et Bekoff 1982; Berger 1991; Burger et Gochfeld 1994). Bien qu'on lui connaisse d'autres fonctions (quête alimentaire, interactions sociales), cette action de l'animal d'interrompre son activité et de lever subitement la tête pour surveiller l'environnement sert surtout à détecter un danger potentiel, par exemple, un prédateur (Krebs et Davies 1987). En effet, la pratique de la vigilance permet à un animal d'augmenter ses chances de détecter un prédateur avant que celui-ci n'amorce une attaque. Fitzgibbon (1988) a d'ailleurs noté que, dans un groupe de gazelles de Thomson, *Gazella thomsoni*, les individus ne s'adonnant pas à la vigilance sont plus souvent victimes de prédation que les individus alertes.

On décrit généralement la posture d'alerte comme une position stationnaire où l'animal se tient immobile, la tête haute (Bertram 1980). Dimond et Lazarus (1974) définissent précisément le temps d'alerte comme étant une mesure de la probabilité qu'un animal détecte un stimulus à un moment donné durant l'alimentation. Autrement dit, plus un animal consacrera de temps à l'alerte plus ses chances seront bonnes de détecter un prédateur. Les études sur le comportement de vigilance concernent l'importance de ce

comportement dans l'activité d'alimentation. En effet, d'après Alados (1985) et Dehn (1990), les animaux pouvant participer efficacement à la vigilance sont les animaux en pleine activité car les animaux au repos ou en déplacement n'ont pas une posture adaptée à la détection de prédateurs et ainsi, ne participent pas autant à la vigilance que les individus actifs.

Malgré ses bénéfices, l'exercice de la vigilance comporte des coûts. Par exemple, il réduit le temps passé à s'alimenter (chez les ongulés, il peut représenter 4 à 15% du temps consacré à l'alimentation) et réduit ainsi le taux d'ingestion de la nourriture (Illius et Fitzgibbon 1994). Pour compenser ces pertes, l'animal peut augmenter son temps d'alimentation mais de cette façon, il se trouve aussi à augmenter son temps d'exposition aux prédateurs. Ainsi, les pertes encourues par l'activité de vigilance peuvent se traduire par: 1) la nécessité de prolonger le temps d'alimentation afin de satisfaire les exigences métaboliques 2) la baisse d'apport énergétique lorsque le temps d'alimentation ne peut être prolongé 3) les pertes énergétiques dues à l'état de vigilance et 4) l'augmentation du risque de prédation dû à une période prolongée d'exposition aux prédateurs (Illius et Fitzgibbon 1994). Certains paramètres peuvent contribuer à diminuer ces coûts tandis que d'autres, au contraire, les augmenteront. Le présent projet de recherche s'intéresse à l'influence de cinq de ces paramètres sur le comportement d'alerte des chèvres de montagne. Trois de ces paramètres sont reliés directement à l'individu, soit son âge, son sexe et son statut reproducteur (pour les femelles) et les deux autres sont extrinsèques à l'individu, soit la taille du groupe dans lequel l'animal se trouve et le type d'habitat qu'il fréquente.

3.1 Paramètres à l'étude

3.1.1 Effet de l'âge

L'âge des individus est probablement le paramètre dont l'influence sur le comportement d'alerte a été la moins étudiée chez les mammifères. Les études sur le sujet concluent que les adultes sont généralement plus vigilants que les juvéniles lorsque la vigilance est orientée vers la détection de prédateurs (mouflon: Risenhoover et Bailey 1980; bouquetin des Pyrénées, *Capra pyrenaica* : Alados 1985; ongulés d'Afrique: Burger et Gochfeld 1994). Ceci s'explique par la plus grande expérience de situations de prédation des individus plus âgés ayant favorisé le développement d'un comportement d'alerte plus élaboré (Berger *et al.* 1983). Les juvéniles, ayant moins d'expérience et étant donc moins vigilants, sont des individus plus susceptibles à la prédation. Ceci est l'inverse de l'hypothèse que propose Holmes (1984) pour expliquer pourquoi les marmottes juvéniles, *Marmota caligata*, démontrent plus d'alerte que leurs congénères adultes: les juvéniles doivent être plus alertes que les adultes car, justement, ils sont plus à risque. Mais une alternative à la plus grande vigilance des adultes serait que ceux-ci démontrent plus d'alerte que les juvéniles parce qu'ils doivent protéger leur progéniture (Burger et Gochfeld 1994). Aussi, comme le fait remarquer Fitzgibbon (1988), les individus ne pratiquant pas ou peu la vigilance sont plus souvent attaqués par un prédateur que les individus alertes. Ainsi, on pourrait émettre l'hypothèse que, les individus moins vigilants étant victimes de prédation à l'âge juvénile, les individus ayant atteint l'âge adulte sont des individus plus vigilants.

La présente étude porte sur l'effet de l'âge des individus sur leur comportement d'alerte. Parce qu'on observe une forte vulnérabilité à

la prédation pour cette classe de la population (Festa-Bianchet *et al.* 1994), l'hypothèse proposée est que les chèvres de montagne juvéniles (ici, les jeunes d'un an) sont moins alertes que les adultes étant donné leur moins grande expérience.

3.1.2 Effet du sexe

Les différences dans le comportement d'alerte dues au sexe des individus suscitent beaucoup d'intérêt dans l'étude du comportement animal. Malgré de nombreuses études, seulement des hypothèses parviennent encore à les expliquer. L'une d'elles fait référence au risque de prédation auquel les animaux doivent faire face. Il semble que dans plusieurs cas, les femelles d'une espèce soient plus à risque que les mâles, notamment à cause de leur plus petite taille les désavantageant face à un prédateur. Par exemple, Berger (1991) rapporte que les femelles de mouflons réagissent plus aux tentatives de prédation que les mâles en fuyant plus souvent qu'eux dans un terrain de fuite et en abandonnant ainsi leur activité d'alimentation. De plus, Lipetz et Bekoff (1982) ont trouvé que les mâles d'antilopes d'Amérique, *Antilocapra americana*, passaient plus de temps que les femelles, accompagnées d'un jeune ou non, à s'alimenter, suggérant ainsi que les mâles seraient moins alertes que les femelles.

On pourrait penser qu'à cause de leurs besoins métaboliques absolus supérieurs, les mâles s'exposeraient à un plus grand risque de prédation (par exemple, en utilisant un habitat plus riche mais moins sécuritaire) (Sukumar et Gadgil 1988) pour combler leurs exigences alimentaires. Lorsque les mâles se retrouvent dans des situations comme celle-ci, c'est-à-dire plus risquée, on pourrait s'attendre à ce qu'ils passent plus de temps en alerte. Les quelques études sur le sujet sont contradictoires. D'une part, l'étude de Fitzgibbon (1990) sur le succès de prédation des guépards, *Acinonyx jubatus*, sur les

gazelles de Thomson révèle que même si les mâles sont plus à risque parce qu'ils forment de plus petits groupes, moins cohésifs et qu'ils se tiennent en périphérie des grands groupes, ils ne sont pas plus vigilants que les femelles et ceci pourrait expliquer pourquoi le taux de prédation est plus élevé chez les mâles. D'autre part, chez les autruches, *Struthio camelus*, Bertram (1980) démontre le contraire, c'est-à-dire que les mâles passent plus de temps en alerte que les femelles. Bertram (1980) invoque comme cause le plumage plus voyant des mâles les rendant plus vulnérables à la prédation. Toutefois, il n'est pas impossible que les mâles de cette espèce démontrent plus d'alerte que les femelles à cause du système de soins parentaux qui implique le mâle dans la protection de la progéniture. De façon générale, il serait avantageux pour les mâles de démontrer plus de vigilance, par exemple lorsqu'ils fréquentent un habitat moins sécuritaire ou lorsqu'ils défendent un groupe de femelles contre d'autres mâles reproducteurs.

Dans la population de chèvres de montagne à l'étude, les mâles adultes sont séparés du troupeau maternel: ils utilisent un habitat très risqué et sont solitaires ou forment de très petits groupes. Pour ces raisons, l'hypothèse testée est que les mâles passent plus de temps en alerte que les femelles lors de l'alimentation puisqu'ils s'exposent à un plus grand risque de prédation.

3.1.3 Effet du statut reproducteur

Les juvéniles sont généralement la classe d'âge ciblée par les prédateurs parce qu'ils représentent des proies plus faciles (Carbyn et Trottier 1987). Il est donc logique de s'attendre à ce qu'une femelle accompagnée d'un jeune adopte des stratégies favorisant la protection de sa progéniture dans le but d'assurer son succès reproducteur. C'est pourquoi on observe souvent, notamment chez les

ongulés, que les femelles ayant un jeune avec elles passent plus de temps en alerte ou moins de temps à s'alimenter que les femelles seules (Lipetz et Bekoff 1982; Burger et Gochfeld 1994). On a aussi noté que, chez quelques espèces, les femelles accompagnées d'un jeune (âgé d'un an ou moins) évitaient les habitats à plus grand risque de prédation, même s'ils étaient de meilleure qualité nutritive, au profit d'un habitat plus sécuritaire mais plus pauvre (Risenhoover et Bailey 1985b; Festa-Bianchet 1988b; Berger 1991), notamment à la saison de mise bas. Chez quelques espèces, on a aussi remarqué des stratégies où tout le groupe est impliqué dans la défense des juvéniles, par exemple où l'on veille à ce que les jeunes soient positionnés au centre du groupe plutôt qu'à la périphérie (gnou, *Connochaetes taurinus*: Bertram 1978; bison: Carbyn et Trottier 1987).

Étant donné la plus grande vulnérabilité à la prédation des jeunes d'un an et des rejetons de l'année (chevreaux), les chèvres de montagne femelles accompagnées de leur progéniture devraient démontrer plus de vigilance que les femelles qui n'ont pas de jeune à protéger.

3.1.4 Effet de la taille de groupe

Bien que la vie en groupe puisse comporter certains désavantages (compétition intraspécifique, parasitisme, attraction de prédateurs, cosanguinité) (Bertram 1978; Rubenstein 1978; Krebs et Davies 1987), ses avantages sont multiples. Elle peut faciliter la quête de nourriture (ex.: la chasse en groupe chez les lions, *Panthera leo*, augmente le succès de chasse) ou avantager une espèce dans la compétition interspécifique pour la nourriture (Bertram 1978; Krebs et Davies 1987). Mais un des avantages principaux pour les espèces proies est la protection contre les prédateurs. Cette protection se

traduit par deux avantages notoires, soit la détection accrue des prédateurs et le phénomène de dilution.

La détection des prédateurs est plus efficace si elle est partagée par plusieurs membres d'un groupe: il y a beaucoup plus de chances à plusieurs qu'en étant seul de pouvoir détecter un prédateur avant qu'il n'attaque car l'activité de vigilance peut être partagée par tous les membres du groupe. Il est clairement établi dans la littérature que le temps individuel passé en alerte diminue lorsque la taille de groupe augmente (Berger 1978; Hoogland 1979; Risenhoover et Bailey 1985b). Ainsi, vivre en groupe devient avantageux pour un individu puisque ceci lui permet de se protéger contre un prédateur tout en lui permettant de continuer ses activités. En effet, Lipetz et Bekoff (1982) démontrent que les antilopes d'Amérique vivant en groupe passent plus de temps à s'alimenter que les individus solitaires, suggérant que ces derniers doivent consacrer plus de temps à la vigilance pour assurer leur survie. Cette relation entre la vigilance et la taille de groupe a été démontrée chez plusieurs espèces d'oiseaux et de mammifères (Smith 1977; Berger 1978; Hoogland 1979; Bertram 1980; Risenhoover et Bailey 1985b; Da Silva et Terhune 1988). Il semble donc que la vie en groupe augmente l'efficacité alimentaire des individus (Caraco 1979; Berger et Cunningham 1988) et que ce soit donc à leur avantage de rester en groupe.

L'autre avantage de la vie de groupe est que le risque de devenir la proie choisie par un prédateur diminue plus la taille de groupe augmente puisque les chances de chaque individu d'être la proie consommée sont réduites par autant de fois qu'il y a d'individus dans le groupe (Krebs et Davies 1987). On appelle ceci le phénomène de dilution. L'effet de dilution est un effet ponctuel car il entre en ligne de compte une fois le groupe de proies repéré par le prédateur. Ainsi,

les chances d'être tué sont moins grandes pour un animal se trouvant dans un groupe de 20 individus que pour un animal se trouvant dans un groupe de 4 individus. Ceci explique aussi pourquoi les animaux vivant en groupe passent moins de temps en alerte au profit d'une plus grande efficacité alimentaire. Le pouvoir de détection et le phénomène de dilution, effets indissociables, font donc de la vie en groupe une stratégie anti-prédatrice efficace.

Ceci devrait se refléter dans les résultats de cette étude, c'est-à-dire que l'on devrait observer une relation inversement proportionnelle entre l'activité de vigilance démontrée par les chèvres et la taille de groupe dans lequel elles se trouvent.

3.1.5 Effet du type d'habitat

Les particularités de l'habitat qu'un animal fréquente peuvent affecter son comportement. En particulier, la visibilité offerte par le milieu influence beaucoup le comportement d'alerte des individus. Ainsi, plusieurs études démontrent que les animaux utilisant la forêt augmentent leur taux de vigilance par rapport aux animaux fréquentant les milieux ouverts à cause du plus grand risque de ne pas détecter un prédateur: les attaques de prédateurs sont plus difficiles à voir et à prévoir et la réaction des congénères moins visible donc moins profitable (Hoogland 1979; Risenhoover et Bailey 1980; Underwood 1982; Metcalfe 1984; Lagory 1986). En effet, la formation de groupe connue chez plusieurs espèces d'ongulés, est une stratégie moins efficace en milieu forestier car l'alarme donnée par un animal en alerte peut ne pas être détectée par les autres membres du groupe et aussi, la présence d'un groupe rend les proies plus faciles à repérer pour un prédateur (Bertram 1978). Par contre, chez d'autres espèces vivant en solitaires, le couvert végétal est une protection contre les prédateurs car il sert à sa dissimulation. Étant

donné que le prédateur a lui aussi besoin d'un minimum de visibilité pour repérer une proie, le couvert forestier constitue un avantage pour les proies solitaires, contrairement à l'habitat ouvert (Underwood 1982; Holmes 1984; Lima 1987;). Donc, pour certaines espèces, les habitats fermés représentent un risque accru de prédation auquel les individus répondent en passant plus de temps en alerte. Pour d'autres espèces, un éloignement par rapport à la forêt signifie une augmentation du temps passé en alerte.

Dans la population à l'étude, les chèvres utilisent en majorité les milieux ouverts. Mais il arrive fréquemment qu'elles s'alimentent dans des endroits plus à risque, c'est-à-dire en forêt, là où les prédateurs sont concentrés. D'ailleurs, 64 % des cas de prédation survenus sur l'aire d'étude ont été enregistrés dans un habitat fermé (Festa-Bianchet *et al.* 1994). Le but de cette partie de l'étude est donc de vérifier si l'utilisation de l'habitat affecte le comportement d'alerte des individus. Ici, à cause du danger plus grand existant dans le milieu forestier et du comportement grégaire de la chèvre de montagne, les individus devraient démontrer plus d'alerte dans un habitat fermé comparativement à un habitat ouvert.

3.1.6 Objectif

Cette partie de l'étude vise donc à déterminer l'influence de cinq facteurs (âge, sexe, statut reproducteur, taille de groupe et habitat) sur le comportement d'alerte des chèvres de montagne. Le but spécifique est de déterminer quelles sont les variables les plus susceptibles de modifier le comportement des individus et quel est l'impact des variables extrinsèques par rapport aux variables intrinsèques.

3.2 Méthodologie

3.2.1 Mesure du comportement d'alerte

Pour comparer le comportement d'alerte entre les différentes classes d'individus, des observations d'une durée de 10 minutes consécutives sur un individu-cible étaient effectuées au cours des périodes d'alimentation. Les animaux au repos ou en rumination n'étaient pas considérés comme participant activement à l'activité de vigilance (Dehn 1990). Au cours des 10 minutes d'observation, j'enregistrais le temps passé par l'animal dans quatre classes de comportement: recherche de nourriture, broutage de la végétation, alerte et «autre activité» (interactions sociales, position stationnaire, etc.). Également, les fréquences d'alerte, soit le nombre de fois que l'animal levait la tête pour effectuer une alerte, étaient comptées. Le comportement d'alerte consiste à lever brusquement la tête, en interrompant l'activité d'alimentation, pour surveiller la présence éventuelle d'un prédateur. Parce que l'alerte est une activité spontanée et de courte durée (Alados 1985), elle n'était plus considérée comme telle après 30 secondes et à partir de là, comptabilisée dans la catégorie «autre». La prise de données s'est effectuée pendant les étés 1993 et 1994, de juin à septembre. Étant donné le nombre restreint d'individus dans la population (à peine plus de cent individus), les mêmes animaux étaient échantillonnés plus d'une fois durant l'été. Les informations suivantes étaient recueillies: date et heure de l'observation, localisation, identité de l'animal (sexe, âge), taille de groupe, statut reproducteur des femelles et type d'habitat fréquenté. La distance moyenne d'observation était d'environ 300 mètres mais dans le cas des mâles adultes, cette distance s'élevait souvent à 600 mètres ou plus. Toutes les observations étaient effectuées à l'aide d'une lunette d'observation Buschnell munie d'un zoom 45X.

3.2.2 Mesure des variables indépendantes

3.2.2.1 Âge

La majorité des individus de la population avait une identité connue et enregistrée grâce au marquage. Il était donc possible de connaître l'âge des animaux avec précision. En ce qui concerne les animaux qui n'étaient pas marqués, il était possible de distinguer les individus de un et deux ans, grâce à la taille des cornes (voir chapitre 1), mais au-delà de cet âge, les animaux étaient classés comme adultes. Pour analyser le comportement d'alerte en fonction de l'âge, les individus étaient séparés en 4 catégories: les femelles d'un an, les femelles de deux ans et plus, les mâles d'un an et les mâles de 2-3 ans. L'analyse de l'effet de l'âge sur le comportement d'alerte portait essentiellement sur la comparaison entre jeunes d'un an et individus plus âgés. Les mâles de 4 ans et plus n'étaient pas inclus dans cette analyse puisqu'ils ne vivent pas dans le troupeau maternel (le troupeau maternel désigne le groupe contenant les femelles de tous âges, les juvéniles des deux sexes et les mâles immatures de 2 et 3 ans), contrairement aux jeunes mâles de 2 ou 3 ans qui n'ont pas encore quitté le groupe maternel. À cause de cette ségrégation, les mâles adultes ne pouvaient faire partie de cette analyse.

3.2.2.2 Sexe

Grâce à la capture et au marquage, le sexe des individus était connu. En ce qui concerne les animaux non marqués, le dimorphisme dans la taille corporelle et dans la taille et forme des cornes permettait de distinguer les deux sexes (voir chapitre 1). Comme mentionné plus haut, il y a ségrégation sexuelle au sein de la population. Les mâles de 4 ans et plus sont séparés du troupeau maternel et utilisent une petite partie de l'aire d'étude, contrairement au groupe de femelles

qui occupe tout l'espace disponible. Dans cette étude, lorsqu'il est question des mâles adultes, il s'agit toujours des mâles séparés du troupeau maternel.

3.2.2.3 Statut reproducteur

Le statut reproducteur est un paramètre propre aux femelles adultes (3 ans et plus) et est caractérisé par la présence ou l'absence d'un jeune avec la femelle. Le statut d'une femelle est toujours sans équivoque puisque le jeune ne s'éloigne jamais longtemps de sa mère. Le statut d'une femelle peut changer au cours d'une saison, c'est-à-dire que si une femelle perd son jeune, elle est dorénavant considérée sans jeune. Une femelle adulte est donc considérée avec jeune lorsqu'elle est connue pour être accompagnée d'un chevreau, d'un jeune âgé d'un an (qu'elle allaite ou non) ou des deux. Dans le cas d'un jeune d'un an, il doit y avoir évidence de promiscuité entre le jeune et sa mère (au repos, le jeune est allongé près de sa mère ou il la suit lorsqu'elle se déplace) pour que la femelle soit considérée comme accompagnée d'une progéniture. Il ne suffit pas que le jeune se trouve dans le même groupe que sa mère.

3.2.2.4 Taille de groupe

La taille de groupe était déterminée par le décompte de tous les individus présents dans le groupe sauf les chevreaux parce qu'ils ne sont pas considérés comme participant à l'activité de vigilance. Aussi, si une chèvre ou plusieurs se tiennent à plus de 100 mètres d'un groupe, elles ne sont pas considérées comme faisant partie de ce même groupe mais comme d'un groupe distinct (Alados 1985). Dans la majorité des cas, les groupes observés formaient des unités très distinctes, les animaux étant proches voisins et bien coordonnés dans leurs activités et leurs déplacements.

3.2.2.5 Type d'habitat

Les sites fréquentés par les chèvres au moment des observations étaient classés en deux types: habitat ouvert et habitat fermé. L'habitat ouvert est caractérisé par des pentes ou des bassins au-dessus de la limite des arbres, où la visibilité de l'animal est très bonne, c'est-à-dire qu'une chèvre peut détecter la venue d'un prédateur facilement. L'habitat fermé est un site boisé, en forêt ouverte ou dense, où la présence d'arbres constitue un obstacle à la visibilité des chèvres, les rendant plus vulnérables à une embuscade. Si la chèvre se situe à l'intérieur d'un rayon de 50 mètres d'un boisé, elle est considérée comme fréquentant un habitat fermé. L'observation d'animaux dans des milieux fermés entraîne l'abandon fréquent d'échantillons lorsque l'animal est perdu de vue derrière un arbre ou autre obstacle et ce, même si l'animal réapparaît par la suite. Malgré ces difficultés, les observations de comportement utilisées étaient toujours constituées de périodes de 10 minutes ininterrompues.

3.2.3 Taille des échantillons

En 1993, 137 observations de 10 minutes ont été effectuées alors qu'en 1994, il y en a eu 309. Au total, l'étude porte donc sur 446 observations, soit presque 75 heures d'observation active. Il y a peu d'échantillons sur le comportement des mâles adultes (8 comparé à 85 pour les femelles en 1993 et 21 comparé à 166 pour les femelles en 1994) car ceux-ci sont difficiles à observer (ils sont loin et en forêt) et sont peu nombreux à être vus. Par conséquent, les échantillons de mâles proviennent toujours des mêmes individus (5 en 1993 et 1994). Pour remédier au problème d'indépendance des données, tant pour les mâles adultes que pour le reste de la population, j'évitais d'échantillonner un animal plus d'une fois en

deux semaines ou, lorsque c'était le cas, il fallait que l'animal ne soit pas dans la même situation (ex.: habitat ouvert au lieu d'habitat fermé, petit groupe au lieu de grand groupe). Ceci a réduit considérablement le nombre d'échantillons possibles sur les mâles adultes. Le tableau 3.1 indique combien d'individus différents de la population ont fait l'objet d'observations de comportement au cours des 2 années d'étude. Le nombre moyen d'échantillons recueillis sur un même individu pendant l'été était de $2,2 \pm 0,7$ observations pour 1993 et de $4,2 \pm 0,7$ observations pour 1994.

Tableau 3.1. Nombre d'individus différents échantillonnés dans chacune des classes de sexe et d'âge de la population de chèvres de montagne de Caw Ridge au cours des étés 1993 et 1994 (F= femelles; M= mâles).

Âge	1993			1994		
	F avec jeune	F sans jeune	M	F avec jeune	F sans jeune	M
1 an	—	6	4	—	10	7
2 ans (M: 2 et 3 ans)	—	3	7	—	6	5
adultes	26	10	5	28	10	5
Total	26	19	16	28	26	17
Grand Total	61			71		

3.2.4 Analyses statistiques

Pour satisfaire aux conditions de normalité requises pour les tests paramétriques, les analyses statistiques ont été effectuées en utilisant la racine carrée du nombre de secondes passées en alerte. Les moyennes de temps passé en alerte sont présentées avec écart-type. Dans l'analyse du comportement d'alerte, il est important de considérer non seulement le temps passé en alerte mais aussi la fréquence d'alerte, c'est-à-dire le nombre de fois que l'animal lève la tête pour se mettre en posture d'alerte. Une analyse de corrélation entre le temps passé en alerte et la fréquence d'alerte (les deux variables étant transformées en leur racine carrée) révèle cependant une forte corrélation ($r = 0,82$; Fig. 3.1). Ceci signifie que plus l'animal consacre de temps à l'alerte, plus il lève la tête fréquemment. Ainsi, toutes les analyses traitent du temps passé en alerte puisque l'utilisation de la fréquence d'alerte aurait mené aux mêmes conclusions. Les différences pouvant apparaître entre les individus dans le temps passé en alerte ne sont donc pas imputables à des différences dans la durée des alertes (temps d'alerte/fréquence d'alerte). L'étalement de l'échantillonnage sur 2 étés pose un problème potentiel puisque Berger et Cunningham (1988) ont montré que la période de prise de données peut influencer les résultats. Par exemple, la fréquence des tentatives de prédation pouvant différer d'une année à l'autre, ceci peut influencer le comportement d'alerte des animaux d'une année à l'autre. Ce biais a été évité en effectuant des analyses séparées pour chacune des années ou en prenant en compte le facteur «année» quand toutes les observations étaient combinées.

Les différentes hypothèses à vérifier ont impliqué tantôt l'emploi de tests statistiques différents, tantôt le regroupement de certaines variables à l'étude. De façon générale, lorsqu'il était question de

comparer des classes ou des groupes d'individus, des analyses de variance étaient utilisées et lorsqu'il s'agissait de mesurer l'influence de plusieurs facteurs sur un groupe d'individus en particulier, l'analyse de régressions multiples était appliquée. L'influence des 5 paramètres à l'étude a été déterminée en séparant les analyses en trois parties, soit une analyse de l'effet de l'âge pour tous les individus de la population, une analyse de l'effet du sexe

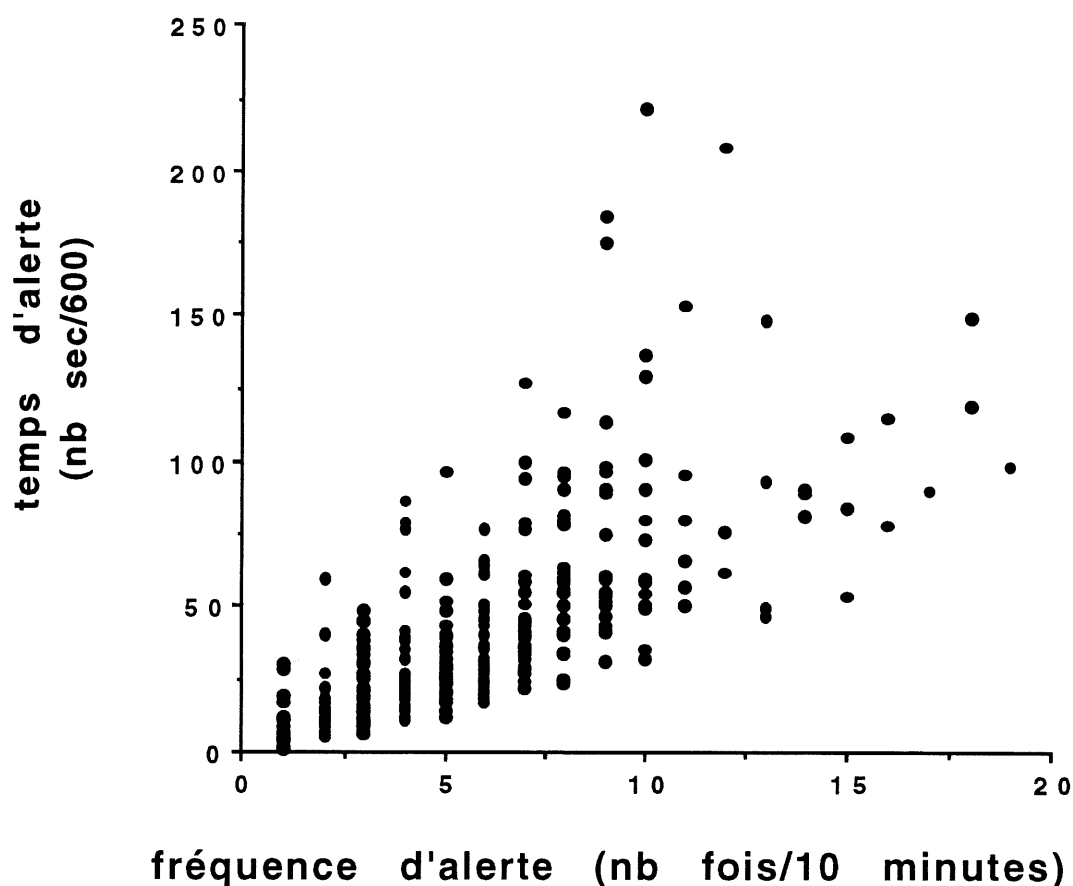


Figure 3.1. Relation entre le temps passé en alerte et la fréquence d'alerte (nb de levées de tête) des chèvres de montagne de Caw Ridge par période de 10 minutes au cours des 2 années d'échantillonnage .

chez les individus adultes et une analyse du comportement des femelles adultes. Premièrement, pour l'analyse de l'effet de l'âge sur le temps passé en alerte, uniquement le sexe et l'âge des individus étaient pris en compte, tous les autres paramètres étant confondus. Deuxièmement, l'effet du sexe a été mesuré chez les individus adultes et a donc permis d'éliminer le facteur «âge» de l'analyse (l'effet de sexe sur le comportement des juvéniles a d'ailleurs été évalué à l'intérieur de l'analyse de l'effet de l'âge en première partie). Dans cette partie, l'effet du type d'habitat et de la taille de groupe ont aussi été étudiés mais non celui du statut reproducteur puisqu'il s'applique seulement aux femelles. Troisièmement, l'influence du statut reproducteur, de la taille de groupe et du type d'habitat sur le comportement des femelles adultes a été déterminée. Ceci a permis de ne pas tenir compte de l'âge et du sexe. Les femelles adultes étant la classe de sexe et d'âge la plus nombreuse dans la population, c'est elle qui se prêtait le mieux à l'évaluation de l'effet simultané de la taille de groupe et du type d'habitat.

3.2.4.1 Effet de l'âge

L'effet de l'âge sur le temps passé en alerte a été mesuré en appliquant une analyse de variance (ANOVA) aux données. Cette ANOVA comparait les différentes classes de sexe et d'âge entre elles. Pour vérifier si les deux années d'échantillonnage différaient entre elles, une analyse de variance (ANOVA) à 3 facteurs (année, sexe, âge) a donc été effectuée. Je disposais de 129 échantillons pour l'année 1993 et de 288 pour l'année 1994.

3.2.4.2 Effet du sexe chez les adultes

Pour tester l'effet du sexe des individus sur le temps d'alerte, il a été nécessaire de tenir compte d'autres variables qui auraient pu biaiser les résultats, en particulier l'habitat et l'année d'échantillonnage. Les échantillons ont donc été séparés en 3 catégories pour chacune des 2 années: femelles utilisant un habitat ouvert (42 observations en 1993 et 110 en 1994), femelles utilisant un habitat fermé (43 observations en 1993 et 56 en 1994) et mâles utilisant un habitat fermé (8 observations en 1993 et 21 en 1994). Aucun mâle adulte n'a été vu dans un habitat ouvert, donc aucune observation n'a pu être recueillie dans cette catégorie. L'absence de cette catégorie a empêché l'emploi d'une ANOVA à 3 facteurs (année, sexe, habitat) pour tester simultanément l'effet de l'année, du sexe et de l'habitat. Une ANOVA à 2 facteurs a donc été utilisée pour tester l'effet de l'année et de la catégorie (sexe-habitat). Parce que des tests de comparaisons multiples ne peuvent être calculés sur plusieurs facteurs ou sur des interactions, une ANOVA à 1 facteur a dû être utilisée, pour chacune des deux années, afin de déterminer si des différences existaient entre les 3 catégories de sexe et d'habitat. Finalement, des tests de Scheffé ont permis de préciser les catégories qui différaient entre elles lorsque l'ANOVA à 1 facteur révélait des différences significatives.

Pour compléter l'analyse sur l'effet du sexe des individus, il a été nécessaire de comparer un autre aspect du comportement des mâles et des femelles adultes. Afin de mieux comprendre les différences dans le temps d'alerte entre mâles et femelles, une analyse de la taille de groupe a été effectuée. Ainsi, pour chacune des 2 années, une ANOVA à 1 facteur a été utilisée pour comparer la taille de groupe des 3 différentes catégories de sexe et d'habitat.

3.2.4.3 Effet du statut reproducteur, de la taille de groupe et du type d'habitat sur le comportement des femelles adultes

L'influence du statut reproducteur, de la taille de groupe et de l'habitat n'a été déterminé simultanément que pour les femelles adultes car seule cette classe de sexe et d'âge est caractérisée par un statut reproducteur. Ceci a permis d'éliminer l'effet du sexe et de l'âge dans l'analyse. Ainsi, l'effet des 3 variables restantes a pu être mesuré avec un test de régressions multiples. Dans cette analyse, j'ai introduit l'année comme 4^e variable indépendante afin de tester l'effet de l'année d'échantillonnage. Pour l'année 1993, 85 échantillons étaient disponibles et pour 1994, le nombre d'échantillons s'élevait à 163 pour un total de 248 observations sur les femelles adultes servant pour l'analyse de régressions multiples.

3.3 Résultats

De façon générale, 92% (410 périodes d'observation de 10 minutes sur 446) des individus échantillonnés ont démontré un comportement d'alerte. Ces individus passaient, en moyenne, 36 ± 33 secondes sur 10 minutes en alerte mais le temps d'alerte variait de 1 à 222 secondes par 10 minutes. La fréquence d'alerte, c'est-à-dire le nombre de levées de tête que l'animal effectue, allait de 1 à 19 fois en 10 minutes pour une moyenne de $5,2 \pm 3,4$ fois en 10 minutes. De plus, la durée moyenne de ces alertes était de $6,7 \pm 4,1$ secondes mais pouvait varier entre 1 et 30 secondes. En général, dans les échantillons recueillis pour cette étude, la variable mesurée comporte énormément de variabilité comme en témoignent les valeurs des écart-types.

3.3.1 Effet de l'âge

L'analyse de variance à 3 facteurs (âge, sexe, année) révèle un effet de l'âge ($F_{1, 409} = 8,082$; $p = 0,005$) et de l'année ($F_{1, 409} = 11,230$; $p < 0,001$) sur le temps passé en alerte (Fig. 3.2). Les individus plus âgés passent plus de temps en alerte que leurs congénères plus jeunes. Il est à noter que le taux d'alerte moyen, toutes classes de sexe et d'âge confondues, est plus élevé en 1993 ($43,6 \pm 42,5$ sec/10 minutes) qu'en 1994 ($27,4 \text{ sec} \pm 25,9/10$ minutes). Par contre, il n'y a pas d'interaction significative entre l'âge et l'année ($F_{1, 409} = 0,159$; $p = 0,691$), signifiant que l'effet de l'âge varie de la même façon d'une année à l'autre.

3.3.2 Effet du sexe

Le comportement d'alerte des adultes, mâles et femelles, en fonction de l'habitat utilisé est représenté à la figure 3.3. L'analyse de variance à 2 facteurs (année, catégorie sexe-habitat) révèle qu'il y a des différences entre les catégories de sexe et d'habitat ($F_{2, 274} = 11,994$; $p < 0,001$) et que l'interaction entre les variables sexe-habitat et année est significative ($F_{2, 274} = 3,757$; $p = 0,025$), révélant que les groupes différents de sexe et d'habitat ne varient pas de la même façon d'une année à l'autre. La seule différence significative apparaissant en 1993 (Anova à 1 facteur (sexe-habitat): $F_{2, 92} = 8,496$; $p < 0,001$) se situe entre les deux groupes de femelles, suggérant que l'habitat fermé est associé avec plus d'alerte chez les femelles (Test de Scheffé: $F_{2, 92} = 8,388$; $p < 0,05$) (Fig. 3.3a). Aussi en 1993, on constate que les mâles n'ont pas un comportement différent de celui des femelles (Test de Scheffé pour femelles dans habitat ouvert versus mâles: $F_{2, 92} = 0,260$; $p > 0,05$; Test de Scheffé pour femelles dans habitat fermé versus mâles: $F_{2, 92} = 1,257$; $p > 0,05$). Ainsi, l'hypothèse voulant que les mâles sont

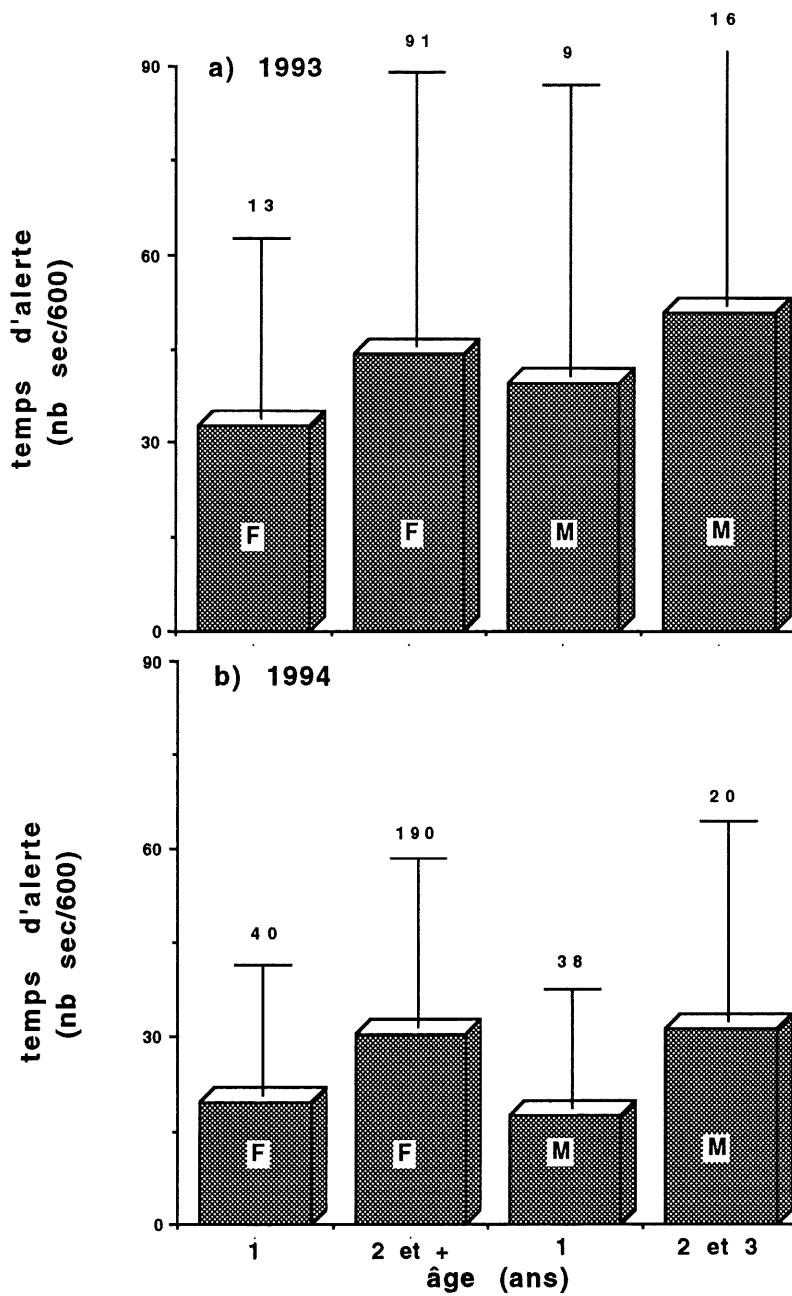


Figure 3.2. Temps moyen passé en alerte par période de 10 minutes selon l'âge et le sexe des chèvres de montagne de Caw Ridge en a) 1993 et b) 1994. Les chiffres au-dessus des barres d'écart-type indiquent la taille de l'échantillon (F= femelles; M= mâles).

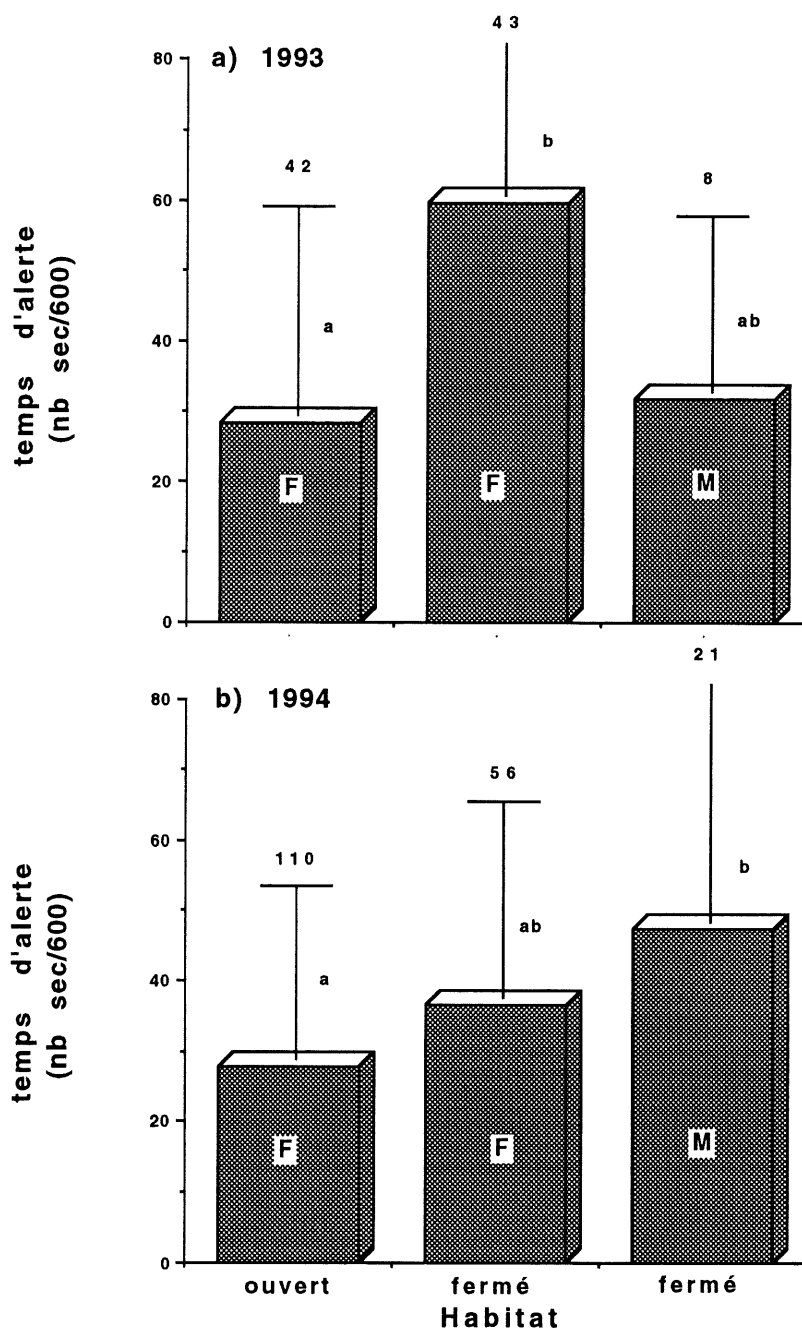


Figure 3.3. Temps moyen passé en alerte par période de 10 minutes par les femelles et mâles adultes de chèvres de montagne de Caw Ridge selon le type d'habitat utilisé en a) 1993 et b) 1994. Les lettres différentes indiquent la présence de différences significatives entre les groupes (F= femelles; M= mâles).

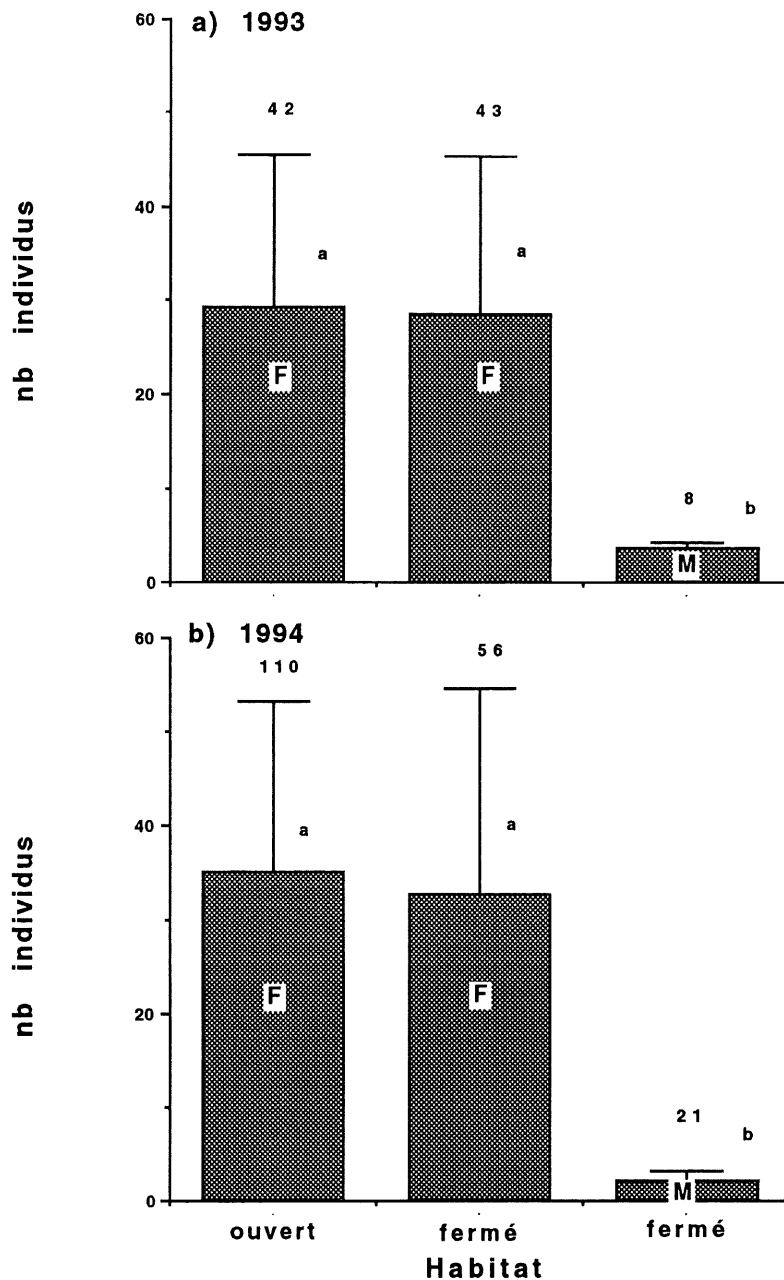


Figure 3.4. Variations de la taille de groupe chez les femelles et mâles adultes de chèvres de montagne de Caw Ridge selon le type d'habitat utilisé en a) 1993 et b) 1994. Les lettres différentes indiquent la présence de différences significatives entre les groupes.

plus alertes que les femelles, particulièrement les femelles en milieu ouvert, n'est pas soutenue pour 1993.

Les données de 1994 montrent un patron différent, les différences se situant à d'autres niveaux (ANOVA à 1 facteur: $F_{2, 186} = 5,054$; $p = 0,007$). Ici, la différence entre les deux groupes de femelles n'apparaît plus, l'effet d'habitat n'étant plus significatif (Test de Scheffé: $F_{2, 186} = 2,333$; $p > 0,05$) (Fig. 3.3b). Cependant, les mâles affichent un taux d'alerte significativement plus élevé que les femelles en milieu ouvert (Test de Scheffé: $F_{2, 186} = 3,839$; $p < 0,05$), ceci allant dans le sens prédit par l'hypothèse. La taille de groupe chez les mâles (< 4) apparaît beaucoup plus petite que celle des femelles (ANOVA à 1 facteur: 1993: $F_{2, 92} = 14,267$; $p < 0,001$; 1994: $F_{2, 186} = 50,220$; $p < 0,001$) qui maintiennent toujours une taille de groupe aux environs de 30 individus (Fig. 3.4). En général, les mâles forment des groupes de taille beaucoup plus petite que les femelles.

3.3.3 Effet du statut reproducteur, de la taille de groupe et du type d'habitat sur le comportement des femelles adultes

Les résultats de l'analyse de régressions multiples (Tab. 3.2) révèlent que seulement 8% de la variation du temps passé en alerte est expliquée par les 3 variables indépendantes testées: statut reproducteur, taille de groupe et type d'habitat. Ce 8% est essentiellement dû à l'effet de l'habitat, seul paramètre ayant un effet significatif. Il est visible à la figure 3.5 que l'habitat fermé ou boisé suscite plus d'alerte chez les femelles comparativement au milieu ouvert. Cette tendance est prononcée surtout pour l'année 1993 (mais selon l'analyse de régressions multiples, il ne semble pas y avoir de différences entre les années). Les femelles

accompagnées d'un jeune (âgé d'un an ou moins) ne sont pas plus vigilantes que les femelles seules (Fig. 3.5). L'hypothèse prédit une relation inversement proportionnelle entre la taille de groupe et le temps passé en alerte: plus la taille de groupe est grande moins les individus devraient passer de temps en alerte. Dans notre population, la taille de groupe ne semble pas avoir d'effet sur le comportement d'alerte des femelles (Fig. 3.6). En conclusion, le seul facteur influençant le comportement d'alerte des femelles se révèle être le type d'habitat.

Tableau 3.2. Résultats de l'analyse de régressions multiples effectuée pour vérifier l'effet du statut reproducteur, de la taille de groupe, du type d'habitat et de l'année d'échantillonnage sur le temps passé en alerte par les femelles adultes. La dernière ligne du tableau indique le résultat de l'analyse simultanée des 4 variables et le pouvoir explicatif (R^2) de la relation. L'échantillon (n) combiné des 2 années d'étude (1993 et 1994) totalise 248 périodes d'observation de 10 minutes (F= valeur partielle de F; p= valeur partielle de probabilité; R^2 = carré du coefficient de corrélation).

Variable	F _{4, 243}	p	R ²
Statut reproducteur	1,357	0,245	---
Taille de groupe	1,668	0,198	---
Habitat	16,954	< 0,001	---
Année	2,561	0,111	---
Relation complète	6,567	< 0,001	0,08

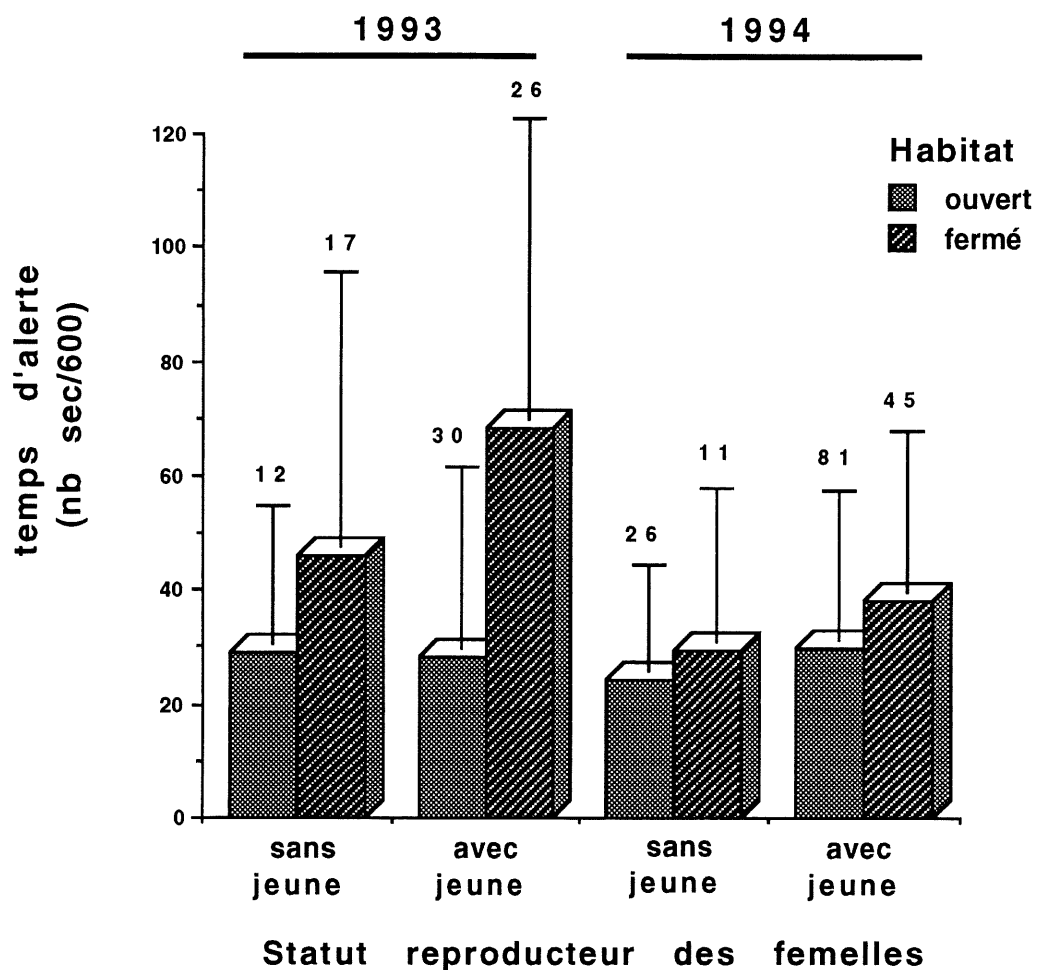


Figure 3.5. Temps moyen passé en alerte par période de 10 minutes par les femelles adultes de chèvres de montagne de Caw Ridge selon leur statut reproducteur et le type d'habitat utilisé. Les 4 premiers bâtons illustrent la tendance de 1993 et les 4 derniers, celle de 1994. Les chiffres au-dessus des barres d'écart-type indiquent la taille de l'échantillon pour chaque catégorie.

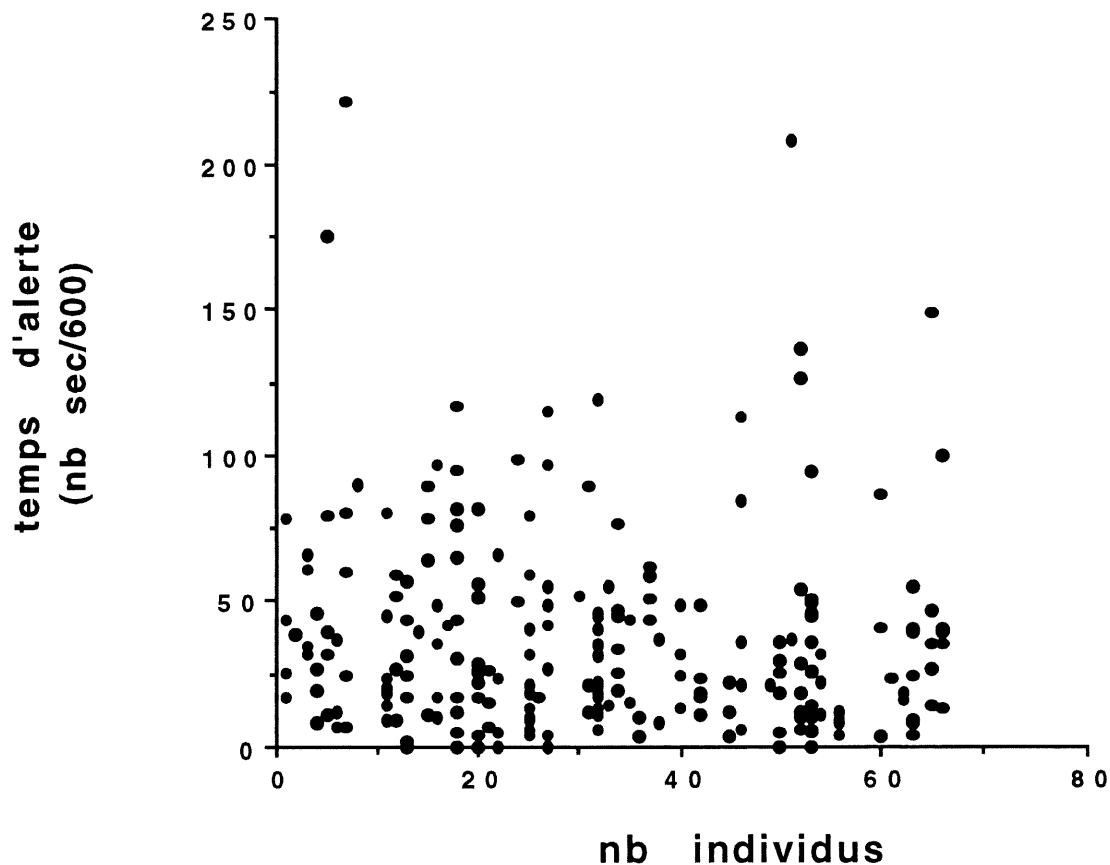


Figure 3.6. Relation entre le temps passé en alerte par période de 10 minutes et la taille de groupe chez les femelles adultes de chèvres de montagne de Caw Ridge au cours des étés 1993 et 1994.

3.4 Discussion

3.4.1 Effet de l'âge

L'hypothèse voulant que les individus adultes montrent plus d'alerte que les juvéniles à cause de leur plus grande expérience des situations de prédation s'avère être soutenue: les individus des deux sexes âgés d'un an sont moins alertes que leurs congénères adultes et ce, sans aucune différence liée au sexe. On a aussi remarqué que le

taux d'alerte moyen exprimé par toutes les classes d'individus était plus élevé en 1993 qu'en 1994. Les individus en 1993 ont été, en général, plus alertes qu'en 1994 et la cause pourrait être des expériences de prédation fréquentes en 1993 et qui se seraient multipliées cette année-là. Malgré que ce soit l'explication la plus plausible, on ne peut l'affirmer de façon certaine. En effet, les différences dans les taux de prédation d'une année à l'autre sont difficilement détectables donc, peu connues car il est extrêmement rare d'apercevoir les prédateurs et encore plus, d'être témoin d'un acte de prédation. Aussi, il est possible qu'un nombre même restreint d'attaques supplémentaires de prédateurs puisse causer des différences dans le temps d'alerte démontré par les individus rendant les différences dans les taux de prédation presque impossibles à détecter. Berger et Cunningham (1988) soutiennent que le comportement pendant la période à laquelle sont prises les données, notamment le comportement d'alerte, peut être influencé par les expériences récentes de prédation. Une pression de prédation plus forte en 1993 pourrait donc expliquer pourquoi les taux d'alerte de tous les individus sont plus hauts qu'en 1994.

3.4.2 Effet du sexe

En 1993, les mâles fréquentant l'habitat fermé ne sont pas plus alertes que les femelles. Par contre, en 1994, ils démontrent plus d'alerte que les deux groupes de femelles. Soupçonnant que l'utilisation de l'habitat fermé est plus risquée à cause de la présence de prédateurs dans les forêts et que les mâles adultes sont constamment dans cet habitat, pourquoi les mâles ne sont-ils pas plus vigilants que les femelles de façon générale? Aussi, bien que la taille de groupe chez les mâles adultes en 1993 (près de 4 individus) soit le double de celle de 1994, elle est quand même petite en comparaison aux groupes formés par les femelles (une trentaine

d'individus), alors pourquoi cela ne provoque-t-il pas aussi une hausse du temps passé en alerte par rapport aux femelles? D'après Berger (1991), il semblerait que les risques apparents de prédation soient moindres pour les mâles que pour les femelles et ceci s'expliquerait par la plus grande taille corporelle des mâles les rendant moins vulnérables et par l'absence d'un jeune à protéger, proie souvent recherchée par les prédateurs (Carbyn et Trottier 1987). La nécessité de passer plus de temps en alerte pour protéger la progéniture incomberait donc aux femelles. Berger (1991) souligne que les mâles de mouflons réagissent moins à la présence de prédateurs que les femelles et, par conséquent, interrompent moins souvent leur activité d'alimentation. Ils s'aventurent souvent plus loin des terrains de fuite et y restent pour une plus longue période de temps que les femelles. On suppose que ces différences de comportement entre mâles et femelles seraient motivées par la restauration de la mauvaise condition corporelle des mâles résultant de leurs exigences métaboliques absolues plus grandes, de leur taux de croissance plus élevé et de la compétition plus grande entre eux pour l'accès aux femelles (Clutton-Brock *et al.* 1982; Fitzgibbon 1990). Ainsi, l'influence de l'habitat sur le comportement des mâles semble être plus limitée parce que ceux-ci sont moins à risque de prédation que les femelles. Ceci expliquerait d'ailleurs pourquoi les mâles de la population de chèvres de montagne de Caw Ridge ne se déplacent presque pas à l'intérieur de l'aire d'étude, en comparaison aux femelles, et qu'ils fréquentent toujours le même habitat (voir chapitre 2).

Les femelles semblent être plus influencées que les mâles par le type d'habitat utilisé. La différence statistique n'apparaît pas en 1994 mais la tendance reste la même que l'année précédente, c'est-à-dire que les femelles utilisant un habitat fermé démontrent plus d'alerte que les femelles utilisant un habitat ouvert. La catégorie

des femelles fréquentant l'habitat fermé démontre plus d'alerte en 1993 qu'en 1994, ce qui suggère un plus grand risque de prédation dans ce type d'habitat lors de la première année. Ceci pourrait expliquer pourquoi la différence apparaît en 1993 entre les femelles d'habitat ouvert et d'habitat fermé mais pas en 1994, supportant l'hypothèse d'une forte pression de prédation ayant existé en 1993. Cette pression de prédation se serait faite sentir surtout dans les milieux boisés, là où les chances de réussir une attaque sur une chèvre sont meilleures pour la majorité des prédateurs (cougar, ours grizzli, loup). Cette pression de prédation étant moindre lors de la deuxième année, la différence entre les deux groupes de femelles en 1994 se serait atténuée. En effet, pour les deux années, les femelles fréquentant l'habitat ouvert démontrent sensiblement le même taux d'alerte mais, en 1994, les femelles en habitat fermé ont diminué le temps passé en alerte. Ceci a pour effet d'atténuer la différence due à l'habitat en 1994.

3.4.3 Effet du statut reproducteur, de la taille de groupe et du type d'habitat sur le comportement des femelles adultes

3.4.3.1 Effet de l'habitat

La combinaison de facteurs étudiés, soit le statut reproducteur, la taille de groupe et le type d'habitat, explique seulement 8% de la variation observée dans le temps passé en alerte chez les femelles adultes. L'influence de ces facteurs sur la vigilance démontrée par les animaux semble donc très faible. Apparemment, mis à part le type d'habitat, les autres paramètres pris en compte n'influenceraient pas le taux d'alerte. Ainsi, la variation que l'on peut constater entre les différents groupes de différents statuts ne

serait pas due à la taille de groupe ou à la présence d'un jeune avec la femelle. En effet, il ne fait aucun doute que l'habitat a une influence sur le temps passé en alerte étant donné qu'il est le seul facteur significatif de l'analyse de régressions et que, par conséquent, il explique la majorité de la variation observée dans le temps d'alerte. Mais cette influence ne dépasse pas 8%. Ainsi, le rôle biologique de l'habitat dans le comportement des individus est présent mais limité puisque plus de 90% de la variation dans le temps d'alerte pourrait s'expliquer par un ou d'autres facteurs tel l'imprévisibilité des situations de prédation, le stress individuel ou le rang de dominance occupé par l'animal dans le groupe. Néanmoins, il est logique de s'attendre à ce qu'un habitat à plus grand risque de prédation provoque plus d'alerte chez les individus comme l'ont fait remarquer plusieurs études sur des mammifères et des oiseaux (Risenhoover et Bailey 1980; Underwood 1982; Holmes 1984; Metcalfe 1984; Lagory 1986; Fitzgibbon 1990).

Dans le cas de la population de chèvres à l'étude, les deux types d'habitat fréquentés (pentes alpines au-dessus de la limite des arbres ou milieu forestier) diffèrent essentiellement par l'importance du danger de prédation. Compte tenu du risque de prédation plus grand dans le milieu forestier (Festa-Bianchet *et al.* 1994), on pourrait s'attendre à une hausse du comportement d'alerte dans ce type d'habitat mais une hausse supérieure à celle observée dans la présente étude. En effet, seulement 8% de la variation dans l'alerte expliquée, essentiellement, par le type d'habitat réduit l'importance attendue de ce dernier sur le comportement des femelles adultes. Mais la grande variabilité dans les échantillons, ce dont il est question dans la section qui suit, ne permet sûrement pas d'évaluer le véritable effet de l'habitat pas plus que celui du statut reproducteur.

3.4.3.2 La variabilité à l'intérieur des échantillons et l'effet du statut reproducteur

Il est fréquent de trouver dans la littérature des changements de comportement chez les femelles accompagnées d'un rejeton qui auraient pour but d'augmenter les chances de survie des jeunes et donc, le succès reproducteur des femelles. L'isolement des femelles dans un endroit sécuritaire à la période de mise bas (Berger 1991; Festa-Bianchet 1988b) ou l'augmentation du temps passé en alerte par les femelles accompagnées d'un jeune (Burger et Gochfeld 1994) en sont de bons exemples. Sachant que les jeunes sont plus sujets à la prédation que les adultes, on s'attendrait à ce que les mères consacrent plus de temps à la vigilance que les femelles seules. Ceci n'apparaît pas dans nos résultats, l'analyse de régressions révélant que le statut reproducteur de la femelle ne contribue pas à expliquer une quelconque variation dans le temps d'alerte.

Il est peu probable que ce soit parce qu'il n'existe pas de différence car on peut noter une tendance à augmenter le temps passé en alerte chez les femelles avec jeune et ceci est particulièrement évident pour l'année 1993. Malgré cette tendance, pourquoi n'avons-nous pas pu déceler une différence statistique dans le temps d'alerte des femelles avec jeune? Parce qu'en effet, nous devons conclure que l'effet de la présence d'un jeune n'est pas significatif mais nous ne pouvons affirmer que l'effet n'existe pas. L'absence d'effet significatif peut alors être imputable à la très grande variabilité dans les échantillons. En effet, si les écart-types des échantillons sont très grands, voire même énormes comme c'est le cas souvent dans les études comportementales, on est en droit de douter de la fiabilité de la moyenne de l'échantillon mesurée comme estimateur de la moyenne de la population statistique (Tacha *et al.* 1982).

Comme l'illustre la figure 3.5, il existe une très grande variabilité à l'intérieur de la même catégorie de femelles. Cette grande variabilité interindividuelle amène deux problèmes majeurs: 1) elle réduit la puissance des tests statistiques appliqués donc, rend les différences entre les groupes plus difficiles à détecter et 2) elle ne permet pas de faire ressortir les généralités d'un groupe (Martin et Kraemer 1987). A priori, il est possible de minimiser le problème de la variabilité dans les échantillons. Sachant quelle différence on cherche à obtenir, le degré de signification que l'on fixe ($p < 0,05$) et la puissance du test que l'on désire on peut déterminer le nombre idéal d'échantillons que l'on doit récolter. Ou encore, on peut effectuer des tests préliminaires, c'est-à-dire mesurer le comportement des individus à échantillonner avant (et aussi, après) le début de l'étude ou faire des mesures répétées sur les mêmes individus (Martin et Kraemer 1987). Mais dans plusieurs cas d'études comportementales avec des animaux sauvages, toute cette période pré-test est impossible faute de temps, de ressources et d'accessibilité au terrain. Ainsi, une fois l'expérimentation complétée, il devient utile de procéder à une analyse de puissance d'un test statistique car cela permet une juste interprétation des résultats (Thompson et Neill 1993), c'est-à-dire qu'on évite, par faute de différences statistiques détectables, d'accepter une hypothèse nulle qui est en fait fausse (erreur de type II).

3.4.3.3 Analyse de puissance du test de régressions

Dans le cas présent, on s'intéresse à l'absence de différence significative dans le temps passé en alerte entre les femelles accompagnées d'un jeune et les femelles qui n'ont pas de jeune. Plus précisément, on veut savoir quelle différence entre les groupes, avec et sans jeune, aurait-on dû avoir dans le temps passé en alerte pour

que cette différence soit statistiquement significative? Pour répondre à cette question, il s'agit de voir d'abord quelle est l'importance de l'écart existant dans la relation. Si l'on regroupe les deux années ensemble et que, tous autres paramètres confondus, on fait la moyenne du temps passé en alerte pour les femelles sans jeune et avec jeune, on s'aperçoit qu'il existe 27% d'écart entre ces deux groupes. De façon générale, les femelles avec jeune passent 27% plus de temps en alerte que les femelles sans jeune, par exemple 38 sec/10 minutes versus 30 sec/10 minutes.

La manipulation empirique du temps d'alerte pour les femelles avec jeune permet de voir de combien il faut élargir cet écart pour que les moyennes du temps passé en alerte pour les deux groupes deviennent différentes statistiquement. Cette méthode sert à évaluer ce qu'on appelle la «différence entre les groupes» nécessaire pour détecter une différence statistique. C'est une façon partielle de calculer la puissance d'un test statistique et de ne pas fausser l'interprétation des résultats à cause de la trop grande variabilité des données. On multiplie donc les données qui nous intéressent par un facteur X (1,1, 1,2, ...) jusqu'à ce que le résultat de la nouvelle régression appliquée révèle une influence de la présence du jeune sur le temps passé en alerte.

Les données de temps d'alerte des femelles avec jeune ont dûes être augmentées d'un facteur de 14% avant de révéler un effet significatif. Ainsi, pour que l'analyse de régressions multiples révèle une influence de la présence du jeune sur le temps d'alerte de la femelle, il aurait fallu observer, au minimum, un écart de 41% (27% + 14%) entre les femelles avec et les femelles sans jeune. Ceci se traduirait par un temps d'alerte de 42 sec/10 minutes versus 30 sec/10 minutes. Cette différence de 12 secondes dans le temps d'alerte pourrait vouloir dire 3 ou 4 levées de tête supplémentaires

et ceci pourrait augmenter sensiblement la probabilité de détecter un prédateur. Ainsi, la grande variabilité dans les échantillons provoquant la faible puissance du test statistique, masque la présence d'un écart dans le temps d'alerte des femelles avec jeune et sans jeune pouvant être biologiquement important. Néanmoins, même si l'écart dans le temps passé en alerte entre les femelles avec et sans jeune avait été suffisant pour conclure à un effet significatif, ça n'aurait quand même expliqué que moins de 8% de la variation observée dans le temps d'alerte puisque le R^2 de la régression, lui, ne change pas ou si peu. On revient toujours au problème de départ, c'est-à-dire que, à la lumière des résultats obtenus dans cette étude, peu importe le paramètre que l'on considère, il n'expliquera jamais plus de 8% de la variation dans le temps d'alerte. Cette relation est très faible et la trop grande variabilité dans les échantillons nous empêche d'émettre des conclusions sûres.

Si l'écart entre les femelles avec et sans jeune n'est pas assez considérable pour détecter une différence statistique, cela peut être dû à plusieurs facteurs. Premièrement, on peut soupçonner que la taille de l'échantillon n'est pas assez grande. Dans le cas de notre étude sur les chèvres, il serait difficile d'espérer un échantillon beaucoup plus grand puisque les 248 échantillons récoltés sur les femelles adultes représentent 2 étés intensifs de terrain (total de 8 mois). Il est peu probable que l'on puisse passer plus de temps à récolter des données à cause du climat et de l'accessibilité à l'aire d'étude. Ceci dit, étant donné la très grande variabilité des mesures, un échantillon idéal aurait été impossible à atteindre. Néanmoins, il serait possible, jusqu'à un certain point, d'équilibrer la taille de l'échantillon dans chaque catégorie. Par exemple, à la figure 3.5, on voit que l'échantillon est très variable d'une catégorie à l'autre. Il serait utile d'essayer de diminuer l'écart entre chaque catégorie tout en gardant en tête que certaines limites sont imposées. Par exemple,

il n'y a pas autant de femelles sans jeune disponibles que de femelles avec jeune et le climat de l'année 1993 n'était pas aussi clément que celui de 1994. Plusieurs autres facteurs peuvent contribuer à rendre les différences difficiles à détecter comme les erreurs dans la prise de données ou, comme mentionné depuis le début, la grande variabilité dans les échantillons. Bien que, dans la majorité des études sur le comportement de vigilance, la durée de chaque période d'observation varie entre 1 et 10 minutes (Lipetz et Bekoff 1982; Underwood 1982; Alados 1985; Risenhoover et Bailey 1985b; Fitzgibbon 1990; Alberts 1994; Burger et Gochfeld 1994), je crois qu'il aurait été profitable de prolonger les périodes d'observation au-delà de 10 minutes. À mon avis, procéder à des observations d'une heure plutôt que 10 minutes aurait contribué à diminuer la grande variabilité dans les échantillons. Ces échantillons d'une heure chacun auraient peut-être été plus représentatifs du comportement des animaux et il aurait été possible de constater si l'animal consacre le même pourcentage de temps à l'alerte dans son budget temporel. Par contre, cette durée prolongée comporte des désavantages. Premièrement, elle réduit considérablement la taille de l'échantillon (il devient 6 fois plus petit) et, deuxièmement, dans l'aire utilisée par les chèvres, il est très difficile de garder un contact continu prolongé sur un individu sans le perdre de vue (disparaît derrière un arbre ou au fond d'un bassin). Il est aussi difficile d'accumuler beaucoup d'échantillons d'une heure sur un même individu sans qu'il ne cesse de manger. Une alternative serait donc d'effectuer des périodes d'observation de 15-20 minutes.

3.4.3.4 Effet de la taille de groupe

Pour ce qui est de l'effet de la taille de groupe, la littérature déborde d'exemples qui montrent que plus la taille de groupe augmente, plus le temps passé en alerte par chaque individu diminue

(Berger 1978; Hoogland 1979; Risenhoover et Bailey 1985b; Krebs et Davies 1987). Dans ce cas-ci, nous n'avons pu déceler d'effet de taille de groupe, les données ne montrant aucune tendance dans le sens prédit par l'hypothèse.

Dans l'étude de Burger et Gochfeld (1994), on fait mention d'un certain seuil de taille de groupe (pouvant varier de quelques individus à une douzaine selon les espèces et les populations) au-delà duquel l'avantage de passer moins de temps en alerte n'est plus distinguable. Ainsi, un animal passant d'un groupe de 15 individus à un groupe de 30 individus ne tirerait aucun avantage au niveau du temps passé en alerte. Il est donc normal que la taille de groupe ne serve pas à expliquer la variation dans le temps d'alerte des chèvres femelles puisqu'elle ne varie presque pas et qu'elle est la plupart du temps très grande, se trouvant donc souvent au-dessus d'un seuil de détection possible.

La taille des groupes ne variant pas selon le type d'habitat utilisé, on pourrait penser que les femelles forment toujours de grands groupes pour diminuer les risques de prédation. Cette explication serait valide pour les cas où les animaux se trouvent en milieu ouvert. Mais, comme expliqué au début de ce chapitre, il est reconnu que la formation de grands groupes n'est plus une stratégie efficace en milieu forestier (Underwood 1982; Risenhoover et Bailey 1985a) et que, dans cet habitat, les individus bénéficient seulement de l'effet de dilution. Ainsi, si la formation de grands groupes n'est pas aussi avantageuse dans un habitat fermé qu'un habitat ouvert, l'utilisation d'un habitat fermé devrait avoir un effet prononcé sur le comportement d'alerte des individus. Dans la présente étude, seulement 8 % de la variation observée dans le temps d'alerte démontré par les femelles adultes est attribuable à l'habitat, ce qui suggère que l'habitat fermé a fort probablement un effet important

sur le comportement d'alerte des chèvres de montagne mais que la grande variabilité dans les échantillons a empêché la détection de différences plus considérables.

En conclusion, le type d'habitat utilisé, ouvert ou fermé, semble être associé à un risque de prédation différent dans la population de chèvres de montagne de Caw Ridge, comme en témoignent les données recueillies sur le comportement de vigilance des individus. En effet, l'habitat apparaît comme le paramètre ayant le plus d'influence sur le comportement d'alerte des chèvres, suggérant que la pression de prédation est importante dans cette population d'ongulés. Même si la formation de groupes de grande taille fait probablement partie de la stratégie anti-prédatrice de ces individus en milieu ouvert, la hausse du temps passé en alerte dans l'habitat fermé appuie le fait que la formation de grands groupes ne constitue plus une stratégie efficace en milieu forestier. Cependant, la variabilité importante dans le comportement d'alerte des femelles adultes ne permet pas de conclure que le statut reproducteur des femelles a moins d'influence que l'habitat sur la stratégie anti-prédatrice des chèvres de montagne.

CONCLUSION

La chèvre de montagne est un ongulé d'Amérique du nord dont la dynamique de population est encore mal connue. Un des facteurs soupçonné d'avoir un impact important sur la dynamique de population de cette espèce en Alberta était la pression de chasse (Smith 1988). Cependant, même après l'application de mesures protectrices et une interdiction de chasse générale en Alberta depuis 1988, les populations de chèvres de montagne n'ont pas montré d'augmentations importantes de leurs effectifs. Bien que la chasse ait forcément eu un impact limitant sur les populations, il semble que celles-ci soient restreintes aussi par d'autres facteurs. Les premières années de recherche sur la population de chèvres de montagne de Caw Ridge tendent à démontrer que la prédation serait un facteur limitant particulièrement la survie des juvéniles (Festa-Bianchet *et al.* 1994). Notamment, on a remarqué que la survie des chevreaux jusqu'à l'âge d'un an était inférieure à 50 % et ceci semblait être dû à la pression de prédation.

Étant donné l'importance soupçonnée du risque de prédation dans cette population d'ongulés, le but principal de ce projet de recherche était de voir l'importance du bénéfice nutritionnel et de la protection contre les prédateurs dans la stratégie alimentaire de la chèvre de montagne. Plus précisément, l'étude visait à déterminer si la stratégie alimentaire de la chèvre de montagne était basée sur un compromis entre la valeur nutritionnelle de la végétation et le risque de prédation. Pour répondre à cet objectif, il était essentiel de s'attarder à deux aspects fondamentaux de la stratégie alimentaire d'un herbivore, soit l'utilisation de l'habitat et le comportement anti-prédateur.

L'étude de l'utilisation de l'habitat pratiquée par les chèvres révèle que la sélection de l'habitat pendant l'été n'est pas fonction du contenu en protéines de la végétation. En effet, les chèvres ne sélectionnent pas activement des sites d'alimentation selon leur qualité mais semblent plutôt adapter leur activité d'alimentation à leur stratégie anti-prédatrice. Ainsi, les déplacements fréquents entre les différents sites de l'aire d'étude sont probablement impliqués dans la stratégie anti-prédatrice de cette population d'ongulés.

La seconde partie de ce projet visait à déterminer l'influence de différents paramètres sur le comportement de vigilance de la chèvre de montagne. Le type d'habitat fréquenté apparaît comme l'élément ayant le plus d'impact sur le comportement de l'animal. La majorité des cas de prédation enregistrés dans cette population de chèvres de montagne étant survenue dans des milieux boisés (Festa-Bianchet *et al.* 1994), on pense que le risque de prédation augmenterait avec la proximité de la forêt. Ceci expliquerait pourquoi les individus associent le milieu forestier au danger et accentuent leur comportement de vigilance dans ce type de milieu.

Les résultats obtenus au cours de cette étude sur la stratégie alimentaire de la chèvre de montagne suggèrent que la prédation exerce fort probablement une pression importante sur les individus de la population de Caw Ridge. Contrairement à d'autres ongulés de montagne qui, pendant l'été, adoptent une stratégie alimentaire axée sur les bénéfices nutritionnels (Hebert 1973; Albon et Langvatn 1992), la chèvre de montagne de la population à l'étude semble faire un compromis considérable entre ses besoins alimentaires et le risque de prédation. L'absence de sélection des sites alimentaires en fonction de la valeur nutritive de la végétation et les déplacements continuels des groupes maternels suggèrent que la considération du

risque de prédation est plus importante que celle des bénéfices nutritionnels. La formation de très grands groupes serait aussi impliquée dans la stratégie anti-prédatrice des chèvres de montagne de cette population. Toutefois, cette stratégie étant moins profitable en milieu forestier, là où le danger de prédation semble être plus grand, les animaux compenseraient cette perte d'efficacité par une augmentation du temps passé en alerte dans les habitats fermés. Ces comportements anti-prédateurs (déplacements et utilisation du milieu ouvert, formation de grands groupes, augmentation du temps d'alerte en milieu fermé) ont été observées seulement chez les groupes maternels. Ceci soutiendrait donc l'hypothèse que les femelles pourraient être à plus grand risque de prédation que les mâles et qu'elles adopteraient une telle stratégie anti-prédatrice pour réduire le risque de prédation sur elles et leur progéniture.

Bien qu'il soit nécessaire que l'on s'attarde encore à d'autres aspects de la stratégie alimentaire de la chèvre de montagne, notamment à la sélection de la diète, on peut affirmer que le risque de prédation influence fortement la stratégie alimentaire de cette espèce. Il serait donc fondamental pour la conservation de cette espèce que cette contrainte soit considérée dans la planification des projets d'exploitation des ressources et de l'habitat par les humains. Par exemple, l'exploitation minière détruit entièrement la géographie d'un habitat. Par conséquent, une telle exploitation en région montagneuse provoque la disparition de sommets complets et peut restreindre considérablement l'aire utilisée par une population d'animaux. Dans le cas de la population de chèvres de montagne de Caw Ridge utilisant un territoire bordé de forêt, une disponibilité moins grande de pentes alpines situées en terrain ouvert, en plus de restreindre la superficie habitable, diminuerait l'accès à des

habitats sécuritaires et réduirait l'étendue des déplacements donc, limiterait l'efficacité de la stratégie anti-prédatrice de cette espèce.

BIBLIOGRAPHIE

ABACUS CONCEPTS. 1989. SuperANOVA. Abacus Concepts, Inc., Berkeley, 322 p.

ADAMCZEWSKI, J. Z., C. C. GATES, R. J. HUDSON et M. A. PRICE. 1987. Seasonal changes in body composition of mature female caribou and calves (*Rangifer tarandus groenlandicus*) on an arctic island with limited winter resources. Can. J. Zool. 65: 1149-1157.

ADAMCZEWSKI, J. Z., C. C. GATES, B. M. SOUTAR et R. J. HUDSON. 1988. Limiting effects of snow on seasonal habitat use and diets of caribou (*Rangifer tarandus groenlandicus*) on Coats Island, Northwest Territories, Canada. Can. J. Zool. 66: 1986-1996.

ADAMS, L. G. et J. A. BAILEY. 1982. Population dynamics of mountain goats in the Sawatch Range, Colorado. J. Wildl. Manage. 46: 1003-1009.

ALADOS, C. L. 1985. An analysis of vigilance in the Spanish ibex (*Capra pyrenaica*). Z. Tierspsychol. 68: 58-64.

ALBERTS, S. C. 1994. Vigilance in young baboons: effects of habitat, age, sex and maternal rank on glance rate. Anim. Behav. 47: 749-755.

ALBON, S. D. et R. LANGVATN. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. Oikos, 65: 502-513.

ALBON, S. D., B. MITCHELL and B. W. STAINES. 1983. Fertility and body weight in female red deer: a density-dependent relationship. J. Anim. Ecol. 52: 969-980.

ANONYME. 1992. Tecator application note ASN 134-01/92, ASTN 45/87.

BAILEY, J. A. 1991. Reproductive success in female mountain goats. Can. J. Zool. 69: 2956-2961.

BELOVSKY, G. E. 1984. Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models. *Amer. Nat.* 124: 97-115.

BERGER, J. 1978. Group size, foraging, and antipredator ploys: an analysis of bighorn sheep decisions. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4: 91-99.

BERGER, J. 1991. Pregnancy incentives, predation constraints and habitat shifts: experimental and field evidence for wild bighorn sheep. *Anim. Behav.* 41: 61-77.

BERGER, J. et C. CUNNINGHAM. 1988. Size-related effects on search times in North American grassland female ungulates. *Ecology*, 69: 177-183.

BERGER, J., D. DANEKE, J. JOHNSON et S. T. BERWICK. 1983. Pronghorn foraging economy and predator avoidance in a desert ecosystem: implications for the conservation of large mammalian herbivores. *Biol. Conserv.* 25: 193-208.

BERGERUD, A. T., H. E. BUTLER et D. R. MILLER. 1984. Antipredator tactics of calving caribou: dispersion in mountains. *Can. J. Zool.*, 62: 1566-1575.

BERGERUD, A. T., R. FERGUSON et H. E. BUTLER. 1990. Spring migration and dispersion of woodland caribou at calving. *Anim. Behav.* 39: 360-368.

BERTRAM, B. C. R. 1978. Living in groups: predators and prey. Pp 64-96 dans *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Éditeurs: J. R. Krebs et N. B. Davies. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 494 p.

BERTRAM, B. C. R. 1980. Vigilance and group size in ostriches. *Anim. Behav.* 28: 278-286.

BRUNO, E. et S. LOVARI. 1989. Foraging behaviour of adult female Apennine chamois in relation to seasonal variation in food supply. *Acta Theriol.* 34: 513-523.

BRYANT, J. P., F. D. PROVENZA, J. PASTOR, P. B. REICHARDT, T. P. CLAUSEN et J. T. DU TOIT. 1991. Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 22: 431-446.

BURGER, J. et M. GOCHFELD. 1994. Vigilance in African mammals: differences among mothers, other females, and males. *Behaviour*, 131: 153-169.

CARACO, T. 1979. Time budgeting and group size: a test of theory. *Ecology*, 60: 618-627.

CARBYN, L. N. et T. TROTTIER. 1987. Responses of bison on their calving grounds to predation by wolves in Wood Buffalo National Park. *Can. J. Zool.* 65: 2072-2078.

CLUTTON-BROCK, T. H., F. E. GUINNESS et S. D. ALBON. 1982. Red deer: behavior and ecology of two sexes. University of Chicago Press, Chicago, 378 p.

CLUTTON-BROCK, T. H., G. R. IASON, S. D. ALBON et F. E. GUINNESS. 1982. Effects of lactation on feeding behaviour and habitat use in wild red deer hinds. *J. Zool.* 198: 227-236.

COOK, J. G., L. L. IRWIN, L. D. BRYANT et J. W. THOMAS. 1994. Fecal nitrogen and dietary quality relationships in juvenile elk. *J. Wildl. Manage.* 58: 46-53.

COUGHENOUR, M. B. 1991. Biomass and nitrogen responses to grazing of upland steppe on Yellowstone's Northern winter range. *J. Appl. Ecol.* 28: 71-82

CRÊTE, M. et J. HUOT. 1993. Regulation of a large herd of migratory caribou: summer nutrition affects calf growth and body reserves of dams. *Can. J. Zool.* 71: 2291-2296.

DAILEY, T. V., N. T. HOBBS et T. N. WOODARD. 1984. Experimental comparisons of diet selection by mountain goats and mountain sheep in Colorado. *J. Wildl. Manage.* 48: 799-806.

- Da SILVA, J. et J. M. THERUNE. 1988. Harbour seal grouping as an anti-predator strategy. *Anim. Behav.* 36: 1309-1316.
- DEHN, M. M. 1990. Vigilance for predators: detection and dilution effects. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26: 337-342.
- DIMOND, S. et J. LAZARUS. 1974. The problem of vigilance in animal life. *Brain Behav. Evol.* 9: 60-79.
- EDGE, W. D., C. L. MARCUM et S. L. OLSEN-EDGE. 1988. Summer forage and feeding site selection by elk. *J. Wildl. Manage.* 52: 573-577.
- EDWARDS, J. 1983. Diet shifts in moose due to predator avoidance. *Oecologia*, 60: 185-189.
- ELLIS, J. E., J. A. WIENS, C. F. RODELL et J. C. ANWAY. 1976. A conceptual model of diet selection as an ecosystem process. *J. Theor. Biol.* 60: 93-108.
- FESTA-BIANCHET, M. 1988a. Age-specific reproduction of bighorn ewes in Alberta, Canada. *J. Mammal.* 69: 157-160.
- FESTA-BIANCHET, M. 1988b. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. *Oecologia*, 75: 580-586.
- FESTA-BIANCHET, M., J. T. JORGENSEN, M. LUCHERINI et W. D. WISHART. 1995. Life history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology*, 76: 871-881.
- FESTA-BIANCHET, M., M. URQUHART et K. G. SMITH. 1994. Mountain goat recruitment: kid production and survival to breeding age. *Can. J. Zool.* 72: 22-27.
- FITZGIBBON, C. D. 1988. A cost to individuals with reduced vigilance in groups of Thomson's gazelles hunted by cheetahs. *Anim. Behav.* 37: 508-510.

FITZGIBBON, C. D. 1990. Why do hunting cheetahs prefer male gazelles? *Anim. Behav.* 40: 837-845.

FRANK, D. A. et S. J. McNAUGHTON. 1993. Evidence for the promotion of aboveground grassland production by native large herbivores in Yellowstone National Park. *Oecologia*, 96: 157-161.

FRYXELL, J. M., J. GREEVER et A. R. E. SINCLAIR. 1988. Why are migratory ungulates so abundant? *Amer. Nat.* 131: 781-798.

GAILLARD, J.-M., A. J. SEMPÉRÉ, J.-M. BOUTIN, G. van LAERE et B. BOISAUBERT. 1992. Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Can. J. Zool.* 70: 1541-1545.

HEBERT, D. M. 1973. Altitudinal migration as a factor in the nutrition of bighorn sheep. Ph. D. thesis, University of British Columbia, Vancouver, 358 p.

HJELJORD, O. 1973. Mountain goat forage and habitat preference in Alaska. *J. Wildl. Manage.* 37: 353-362.

HOLLAND, E. A., W. J. PARTON, J. K. DETLING et D. L. COPPOCK. 1992. Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *Amer. Nat.* 140: 685-706.

HOLMES, W. G. 1984. Predation risk and foraging behavior of the hoary marmot in Alaska. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 15: 293-301.

HOOGLAND, J. L. 1979. The effect of colony size on individual alertness of prairie dogs (Sciuridae: *Cynomys spp.*). *Anim. Behav.* 27: 394-407.

HOUSTON, D. B. et V. STEVENS. 1988. Resource limitation in mountain goats: a test by experimental cropping. *Can. J. Zool.* 66: 228-238.

ILLIUS, A. W. et C. D. FITZGIBBON. 1994. Costs of vigilance in foraging ungulates. *Anim. Behav.* 47: 481-484.

ILLIUS, A. W. et I. J. GORDON. 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. *J. Anim. Ecol.* 56: 989-999.

JOHNSTON, A., L. M. BEZEAU et S. SMOLIAK. 1968. Chemical composition and in vitro digestibility of alpine tundra plants. *J. Wildl. Manage.* 32: 773-778.

JORGENSEN, J. T., J. SAMSON et M. FESTA-BIANCHET. 1990. Field immobilization of bighorn sheep with xylazine hydrochloride and antagonism with idazoxan. *J. Wildl. Dis.* 26: 522-527.

KREBS, J. R. et N. B. DAVIES. 1987. Living in groups. Pp 111-133 dans *An introduction to behavioural ecology*, 2^e éd. Éditeurs: J. R. Krebs et N. B. Davies. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 389 p.

KUNKEL, K. E. et L. D. MECH. 1994. Wolf and bear predation on white-tailed deer fawns in northeastern Minnesota. *Can. J. Zool.* 72: 1557-1565.

LARTER, N. C. et C. C. GATES. 1991. Diet and habitat selection of wood bison in relation to seasonal changes in forage quantity and quality. *Can. J. Zool.* 69: 2677-2685.

LAGORY, K. E. 1986. Habitat, group size, and the behaviour of white-tailed deer. *Behaviour*, 98: 168-179.

LENDREM, D. W. 1983. Predation risk and vigilance in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14: 9-13.

LIMA, S. L. 1987. Distance to cover, visual obstructions, and vigilance in house sparrows. *Behaviour*, 102: 231-238.

LIPETZ, V. E. et M. BEKOFF. 1982. Group size and vigilance in pronghorns. *Z. Tierpsychol.* 58: 203-216.

LUNDBERG, P. et R. T. PALO. 1993. Resource use, plant defenses, and optimal digestion in ruminants. *Oikos*, 68: 224-228.

MARTIN, P. et H.C. KRAEMER. 1987. Individual differences in behaviour and their statistical consequences. *Anim. Behav.* 35: 1366-1375.

MATTINGLY, D. K. et P. A. McCLURE. 1982. Energetics of reproduction in large-littered cotton rats (*Sigmodon hispidus*). *Ecology*, 63: 183-195.

MATTSON, W. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 119-161.

McCORMQUODALE, S. M. 1993. Winter foraging behavior of elk in the shrub-steppe of Washington. *J. Wildl. Manage.* 57: 881-890.

McEWAN, E. H. et P. E. WHITEHEAD. 1970. Seasonal changes in the energy and nitrogen intake in reindeer and caribou. *Can. J. Zool.* 48: 905-913.

McKINNON, J. J., R. D. H. COHEN, S. D. M. JONES, B. LAARVELD et D. A. CHRISTENSEN. 1993. The effects of dietary energy level and crude protein concentration on growth and serum insulin-like growth factor-I levels of acttles that differ in mature body size. *Can. J. Anim. Sci.* 73: 303-313.

McKONE, M. J. et LIVELY, C. M. 1993. Statistical analysis of experiments conducted at multiple sites. *Oikos*, 67: 184-186.

MERRILL, E. H. 1994. Summer foraging ecology of wapiti (*Cervus elaphus roosevelti*) in the Mount St. Helens blast zone. *Can. J. Zool.* 72: 303-311.

METCALFE, N. B. 1984. The effects of habitat on the vigilance of shorebirds: is visibility important. *Anim. Behav.* 32: 981-985.

MORGANTINI, L. E. et R. J. HUDSON. 1989. Nutritional significance of wapiti (*Cervus elaphus*) migrations to alpine ranges in Western Alberta, Canada. *Arct. Alp. Res.* 21: 288-295.

MOULD, E. D. et C. T. ROBBINS. 1981. Nitrogen metabolism in elk. *J. Wildl. Manage.* 45: 323-334.

OFTEDAL, O. T. 1985. Pregnancy and lactation. Pp 215-238 dans Bioenergetics of wild herbivores. Éditeurs: R. J. Hudson et R. G. White. CRC Press, Boca Raton, 314 p.

OWEN-SMITH, N. 1979. Assessing the foraging efficiency of a large herbivore, the kudu. S. Afr. J. Wildl. Res. 9: 102-110.

PALO, R. T., K. SUNNERHEIM et O. THEANDER. 1985. Seasonal variation of phenols, crude protein and cell wall content of birch (*Betula pendula* Roth.) in relation to ruminant in vitro digestibility. Oecologia, 65: 314-318.

PFITSCH, W. A. et L. C. BLISS. 1985. Seasonal forage availability and potential vegetation limitations to a mountain goat population, Olympic National Park. Am. Midl. Nat. 113: 109-121.

RISENHOOVER, K. L. et J. A. BAILEY. 1980. Visibility: an important habitat factor for an indigenous, low-elevation bighorn herd in Colorado. Bienn. Symp. Northern Wild Sheep and Goat Council, 2: 18-28.

RISENHOOVER, K. L. et J. A. BAILEY. 1985a. Foraging ecology of mountain sheep: implications for habitat management. J. Wildl. Manage. 49: 797-804.

RISENHOOVER, K. L. et J. A. BAILEY. 1985b. Relationships between group size, feeding time, and agonistic behavior of mountain goats. Can. J. Zool. 63: 2501-2506.

ROBBINS, C. T. 1993. Wildlife feeding and nutrition, 2^e éd. Academic Press, Inc., San Diego, 352 p.

ROBBINS, C. T., T. A. HANLEY, A. E. HAGERMAN, O. HJELJORD, D. L. BAKER, C. C. SCHWARTZ et W. W. MAUTZ. 1987. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. Ecology, 68: 98-107.

RUBENSTEIN, D. I. 1978. On predation, competition, and the advantages of group living. Pp 205-231 dans Perspectives in ethology. Éditeurs: P. P. G. Bateson et P. H. Klopfer. Plenum Press, New York, 263 p.

SADLIER, R. M. F. S. 1982. Energy consumption and subsequent parturition in lactating black-tailed deer. Can. J. Zool. 60: 382-386.

SCHWARTZ, C. C., W. L. REGELIN et A. W. FRANZMANN. 1987. Protein digestion in moose. J. Wildl. Manage. 51: 352-357.

SEAGLE, S. W. et S. J. McNAUGHTON. 1992. Spatial variation in forage nutrient concentrations and the distribution of Serengeti grazing ungulates. Landscape Ecol. 7: 229-241.

SEIP, D. R. et F. L. BUNNELL. 1985. Foraging behaviour and food habits of Stone's sheep. Can. J. Zool. 63: 1638-1646.

SHORT, H. L., R. M. BLAIR et C. A. SEGELQUIST. 1974. Fiber composition and forage digestibility by small ruminants. J. Wildl. Manage. 38: 197-209.

SINCLAIR, A. R. E., C. J. KREBS et J. N. M. SMITH. 1982. Diet quality and food limitation in herbivores: the case of the snowshoe hare. Can. J. Zool. 60: 889-897.

SMITH, J. N. M. 1977. Feeding rates, search paths, and surveillance for predators in great-tailed grackle flocks. Can. J. Zool. 55: 891-898.

SMITH, B. L. 1988. Criteria for determining age and sex of American mountain goats in the field. J. Mammal. 69: 395-402.

SMITH, K. G. 1988. Factors affecting the population dynamics of mountain goats in West-Central Alberta. Bienn. Symp. Northern Wild Sheep and Goat Council. 6: 308-329.

SMITH, S. H., J. B. HOLTER, H. H. HAYES et H. SILVER. 1975. Protein requirement of white-tailed deer fawns. J. Wildl. Manage. 39: 582-589.

STEVENS, V. et D. B. HOUSTON. 1989. Reliability of age determination of mountain goats. *Wildl. Soc. Bull.* 17: 72-74.

SUKUMAR, R. et M. GADGIL. 1988. Male-female differences in foraging on crops by Asian elephants. *Anim. Behav.* 36: 1233-1235.

TACHA, T.C., W.D. WARDE et K.P. BURNHAM. 1982. Use and interpretation of statistics in wildlife journals. *Wildl. Soc. Bull.* 10: 355-362.

THOMPSON, C.F. et A.J. NEILL. 1993. Statistical power and accepting the null hypothesis. *Anim. Behav.* 46: 1012.

THORNE, E. T., R. E. DEAN et W. G. HEPWORTH. 1976. Nutrition during gestation in relation to successful reproduction in elk. *J. Wildl. Manage.* 40: 330-335.

TORBIT, S. C., L. H. CARPENTER, D. M. SWIFT et A. W. ALLDREDGE. 1985. Differential loss of fat and protein by mule deer during winter. *J. Wildl. Manage.* 49: 80-85.

UNDERWOOD, R. 1982. Vigilance behaviour in grazing African antelopes. *Behaviour*, 79: 81-107.

van SOEST, P. J. 1982. Nutritional ecology of the ruminant. O & B Books, Corvallis, 374 p.

WHITE, R. G. 1983. Foraging patterns and their multiplier effects on productivity of northern ungulates. *Oikos*, 40: 377-384.

WHITE, R. G., D. F. HOLLEMAN et B. A. TIPLADY. 1989. Seasonal body weight, body condition, and lactation trends in muskoxen. *Can. J. Zool.* 67: 1125-1133.

WIGAL, R. A. et V. L. COGGINS. 1982. Mountain goat. Pp 1008-1020 dans *Wild mammals of North America: biology, management, and economics*. Éditeurs: J. A. Chapman et G. A. Feldhamer. John Hopkins University Press, Baltimore, 1147 p.

ZAR, J. H. 1984. Biostatistical analysis, 2^e éd. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, 718 p.